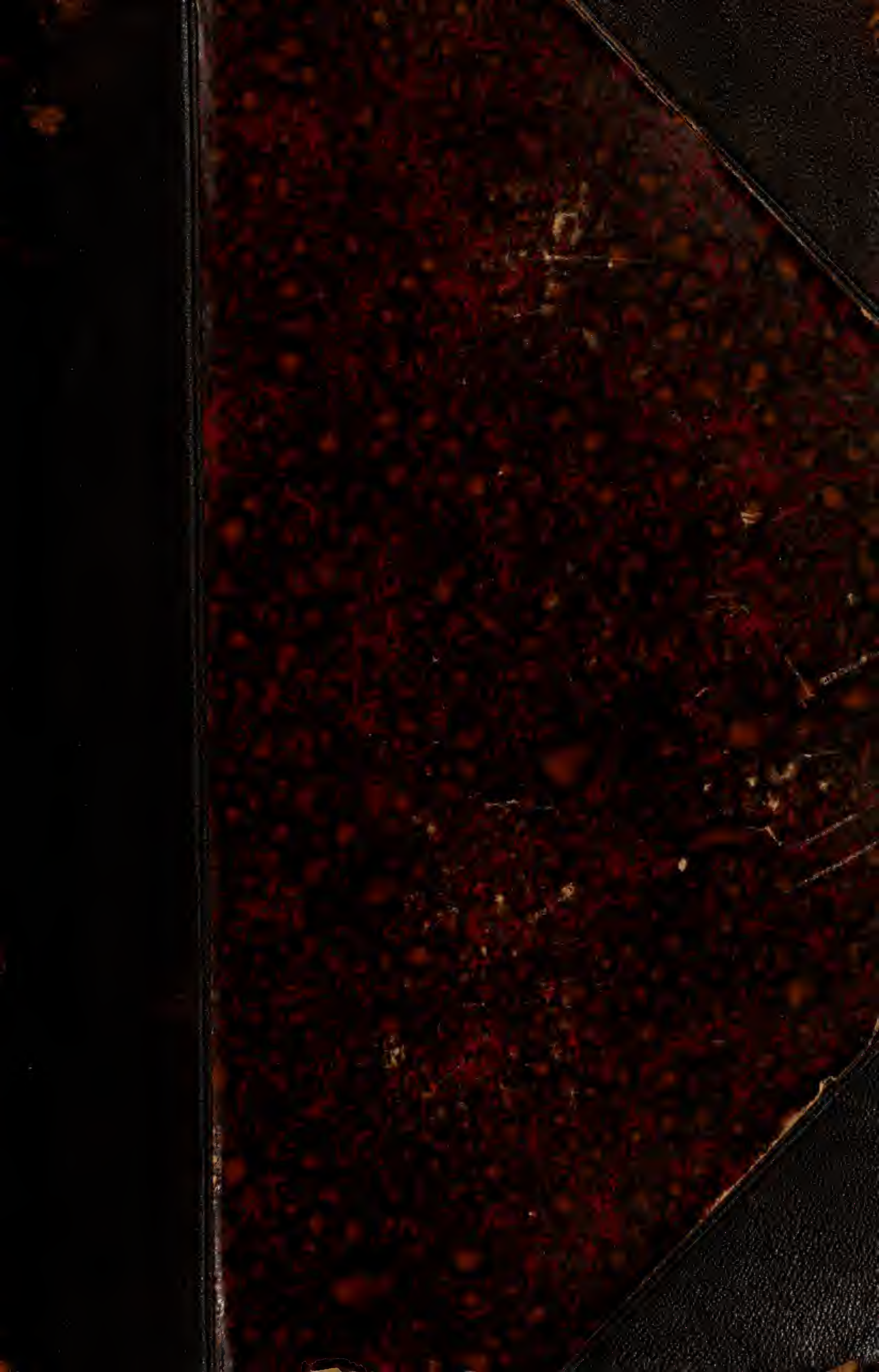






LEHRBUCH

DER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN UND DER WIRBELTHIERE.

VON

DR. OSCAR HERTWIG,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE, DIRECTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT JENA.

ZWEITE VERMEHRTE UND VERBESSERTE AUFLAGE.

MIT 304 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.

Dr. OSCAR HERTWIG.

LEHRBUCH

DER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN UND DER WIRBELTHIERE.

ZWEITE AUFLAGE.

LEHRBUCH

DER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN UND DER WIRBELTHIERE.

VON

DR. OSCAR HERTWIG,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE, DIRECTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT JENA.

ZWEITE VERMEHRTE UND VERBESSERTE AUFLAGE.

MIT 304 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.



Vorwort
zur ersten Auflage.

„Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper."
C. E. v. Baer, Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere (Bd. I S. 231).

Obwohl die Entwicklungsgeschichte der Thiere neben der Zell- und Gewebelehre einen der jüngsten Zweige morphologischer Forschung darstellt, ist sie doch im Laufe von 60 Jahren zu einem kräftigen und stattlichen Baume herangewachsen. Durch zahlreiche entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ist das Verständniss vom Bau der Organismen in hohem Maasse vertieft worden. Auch das Studium des menschlichen Körpers hat aus denselben reichen Nutzen gezogen. Immer mehr findet die Entwicklungsgeschichte in den neueren anatomischen Lehrbüchern (Gegenbaur, Schwalbe) bei der Darstellung der einzelnen Organsysteme Berücksichtigung. In wie hohem Grade auf diese Weise Vieles lichtvoller und anziehender beschrieben werden kann, lehren am besten die Abschnitte über Gehirn, Auge, Herz u. s. w., wie man bei einem Vergleich älterer und neuerer anatomischer Lehrbücher leicht erkennen wird.

Wenn man im Allgemeinen nun auch davon überzeugt ist, dass die Entwicklungsgeschichte „einen Grundstein unseres Verständnisses organischer Formen" bildet, so wird ihr gleichwohl noch nicht die ihrer Bedeutung entsprechende Aufmerksamkeit geschenkt; namentlich ist sie noch nicht in dem Maasse, wie es sein sollte, unentbehrlicher Bestandtheil eines abgerundeten medicinischen und naturwissenschaftlichen Unterrichts geworden. Zum Theil mag die Ursache für diese Erscheinung darin zu suchen sein, dass in den Kreisen der Studirenden vielfach das Studium der Entwicklungsgeschichte für besonders schwierig und ein Verständniss derselben für mühsam gehalten wird. Und so wagen sich viele nicht in das anscheinend dunkle Gebiet.

Aber sollte wirklich die Entwicklung eines Organismus schwieriger zu verstehen sein als der fertige complicirte Bau?

In gewissem Grade ist dies der Fall gewesen, zu einer Zeit, als über viele der wichtigsten Entwicklungsvorgänge, wie über die Keimblätter-, Urwirbelbildung u. s. w., noch die verschiedensten sich widerstreitenden Meinungen herrschten, mit welchen der Vortragende zu rechnen hatte, und als viele Processe in ihrem Wesen und ihrer Bedeutung noch nicht verstanden waren. Aber Dank den Ergebnissen der vergleichenden Embryologie ist die Zahl der unverständlichen Vorgänge mit jedem Jahre mehr verringert und in demselben Maasse das Studium der Entwicklungsgeschichte auch für den Anfänger erleichtert worden.

Im Wesen des Entwicklungsprocesses liegt es jedenfalls nicht, dass er schwieriger zu verstehen sein sollte als der Bau der vollendeten Formen. Denn jede Entwicklung beginnt mit einem einfachsten Zustand, aus welchem sich der complicirtere Schritt für Schritt ableiten und erklären lässt. —

Da ich seit 12 Jahren selbst das Studium der Entwicklungsgeschichte mit Vorliebe getrieben und mich mit demselben theils in jährlich wiederkehrenden academischen Vorträgen, theils in einer Reihe von wissenschaftlichen Untersuchungen beschäftigt habe, ist früh der Wunsch in mir wachgerufen worden, der Entwicklungsgeschichte einen breiteren und festeren Boden im Unterricht zu gewinnen und ihr in weiteren Kreisen von Medicinern und naturwissenschaftlich Gebildeten Eingang zu verschaffen. Aus diesem Bestreben ist das vorliegende Lehrbuch entstanden, das sich zur Aufgabe gesetzt hat, insbesondere den complicirten Bau des menschlichen Körpers durch Erkenntniss seiner Entwicklung verständlicher zu machen.

Zur Lösung meiner Aufgabe habe ich in dem vorliegenden Lehrbuch die vergleichende Forschungsmethode in den Vordergrund gestellt. Dadurch sehe ich mich in keinem Gegensatz zu einer anderen Richtung der embryologischen Forschung, welche den Schwerpunkt in die physiologische oder mechanische Erklärung der thierischen Körperformen legt. Eine solche Richtung halte ich für voll berechtigt und einer vergleichend-morphologischen Richtung so wenig entgegengesetzt, dass ich vielmehr glaube, dass erstere durch letztere die nachhaltigste Förderung in ihren Aufgaben erfahren kann.

Auch in vorliegendem Lehrbuch wird man finden, dass der mechanisch-physiologischen Erklärung der Formen volle Beachtung geschenkt worden ist. Man vergleiche den Abschnitt über die Zelltheilung und das 4. Capitel: „Allgemeine Besprechung der Entwicklungsprincipien", in welchem über das Gesetz des ungleichen Wachsthums und über die Processe der Faltenbildung und Ausstülpung gehandelt wird.

Bei der Darstellung der einzelnen Entwicklungsprocesse ist im Grossen und Ganzen nur das Wichtige ausgewählt, Nebensächliches weggelassen worden, um so die Einführung in das entwicklungsgeschichtliche Studium zu erleichtern. Bei fundamentalen Theorieen bin ich auf die Geschichte derselben ausführlicher eingegangen, da es von hohem Interesse ist und unter Umständen anregend wirkt, wenn man sieht, auf welchem Wege der derzeitige Stand einer wissenschaftlichen Frage erreicht worden ist. In schwebenden Streitfragen habe ich zwar die Ansichten, welche mir die am meisten berechtigten zu sein scheinen, der Darstellung hauptsächlich zu Grunde gelegt, dabei aber auch entgegengesetzte Auffassungen nicht unerwähnt gelassen.

Zahlreiche in den Text gedruckte Abbildungen, sowie einige in Farbendruck hergestellte Tafeln werden zum leichteren Verständniss der einzelnen Entwicklungsvorgänge wesentlich beitragen.

Somit übergebe ich das Lehrbuch Aerzten und Studirenden der Medicin und Naturwissenschaften mit dem Wunsch, dass es das Studium der Entwicklungsgeschichte in weiteren Kreisen fördern und erleichtern und dadurch auch zu einem tieferen Verständniss vom Bau unseres eigenen Körpers beitragen möge.

Jena, October 1886.

Oscar Hertwig.



Vorwort
zur zweiten Auflage.

Die freundliche Aufnahme, welche das Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere gefunden hat, ist ein Zeichen für das erhöhte Interesse, welches gegenwärtig diesem Zweig der Morphologie entgegengebracht wird.

Nachdem vor Jahresfrist der erste Theil des Lehrbuchs erschienen ist, hat sich bereits schon während des Druckes des zweiten Theils die Nothwendigkeit der Veranstaltung einer neuen Auflage ergeben.

In dieser sind tiefgreifendere Veränderungen nicht vorgenommen worden; dagegen hat an einigen Stellen der Text eine Erweiterung durch Berücksichtigung von mehreren neu erschienenen Arbeiten gefunden:

so der Abschnitt über die ersten Entwicklungsvorgänge des Eies (WEISMANN, BLOCHMANN); der Abschnitt über die Entstehung des Gefässsystems (RABL, RÜCKERT); der Abschnitt über die Entwicklung der Eihäute (DUVAL, OSBORN); der Abschnitt über die menschliche Placenta (KASTSCHENKO, WALDEYER, RUGE).

Da der zweite Theil des Lehrbuchs erst soeben erschienen ist, konnte er in die zweite Auflage unverändert herübergenommen werden.

Ferner schien es mir zweckmässig, die Literaturübersichten, welche in der ersten Auflage am Schluss des ganzen Werkes zusammengestellt sind, in der zweiten Auflage an den Schluss der einzelnen Capitel zu vertheilen. Endlich ist eine neue Zugabe das Sachregister, welches eine raschere Orientirung über die einzelnen Gegenstände erleichtern und so der Gebrauchsweise zu Gute kommen wird.

Möge das Buch auch in dieser Form sich neue Freunde sowohl unter den Studirenden der Medicin und Naturwissenschaften als auch bei allen denen erwerben, welche den naturwissenschaftlichen Studien Liebe und Verständniss entgegenbringen.

Jena, Februar 1888.

Oscar Hertwig.

Inhalt.

Erster Hauptheil.



Einleitung.

Die individuelle Entwicklungsgeschichte oder Ontogenie (Embryologie) ist die Lehre vom Werden eines Organismus, sie hat die Formveränderungen, welche ein Organismus von seiner Entstehung im Ei bis zu seiner völligen Ausbildung durchläuft, zu beschreiben und in ihrem gesetzmässigen Zusammenhang darzustellen. Als den Anfang des Entwicklungsprocesses können wir für die Wirbelthiere wie für alle höheren Thiere überhaupt die Befruchtung der Eizelle betrachten.

Bei der Darstellung der mit der Befruchtung beginnenden Veränderungen der Eizelle kann man 2 verschiedene Methoden wählen.

Bei der einen Methode legt man der Darstellung einen bestimmten Organismus zu Grunde und beschreibt von Stunde zu Stunde, von Tag zu Tag die Veränderungen, die sein Keim vom Augenblick der Befruchtung an erfährt. In dieser Weise ist die Entwicklungsgeschichte des Hühnchens von Baer in seinem classischen Werk und von Foster und Balfour in ihren Grundzügen der Entwicklungsgeschichte der Thiere bearbeitet worden. Die Methode hat den Vortheil, dass der Leser ein Bild von der Gesammtbeschaffenheit eines Organismus in den einzelnen Stadien seiner Entwicklung erhält.

Ein so geschriebenes Lehrbuch eignet sich namentlich für solche, welche die Entwicklungsgeschichte eines Thieres wie z. B. des Hühnchens, aus eigener Anschauung durch Nachuntersuchung kennen lernen wollen. Dagegen ist es weniger geeignet für denjenigen, der sich nur ein Verständniss und eine Kenntniss der einzelnen Entwicklungsprocesse aneignen und erfahren will, in welcher Weise die einzelnen Organe, wie z. B. das Auge oder das Gehirn, sich entwickeln. Denn die Bildung derselben wird ja an verschiedenen Orten bei Beschreibung jüngerer und älterer Embryonen abgehandelt. Der Leser muss, wenn er ein Gesammtbild vom Entwicklungsgang eines Organes sich verschaffen will, an verschiedenen Stellen des Lehrbuchs nachschlagen und sich das hierauf Bezügliche zusammenstellen.

Für den Anfänger und für die Bedürfnisse theoretischen Unterrichts in der Entwicklungsgeschichte empfiehlt sich mehr die zweite Methode, welche die einzelnen Organe für sich der Reihe nach betrachtet

und die Veränderungen, welche ein einzelnes während der Entwicklung von Anfang bis zu Ende zu durchlaufen hat, im Zusammenhang darstellt. In dieser Weise ist die Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere von Kölliker geschrieben.

Die zweite Methode ist zugleich auch die einzig anwendbare, wenn es darauf ankommt, die Entwicklung mehrerer Organismen vergleichend zu untersuchen und die Lücken, die in unserer Erkenntniss des einen bestehen, durch das, was wir von nahe verwandten Thieren wissen, auszufüllen. In dieser Lage aber befinden wir uns, wenn wir uns ein Bild von der Entwicklung des menschlichen Körpers verschaffen wollen. Eine Darstellung, welche sich allein auf das, was wir vom Menschen wissen, beschränken wollte, würde sehr zahlreiche und grosse Lücken aufweisen. Denn bis jetzt hat noch keines Menschen Auge gesehen, wie das menschliche Ei befruchtet wird, wie es sich theilt, wie sich die Keimblätter bilden, wie sich die erste Anlage der wichtigsten Organe vollzieht. Gerade über den Zeitraum der ersten 3 Wochen, in welchen sich die verschiedenartigsten und gleichsam grundlegenden Entwicklungsprocesse abspielen, wissen wir so gut wie gar nichts; auch ist wenig Aussicht vorhanden, dass in dieser Beziehung eine Aenderung so bald eintreten wird. Für eine vollständige Entwicklungsgeschichte des Menschen im strengen Sinne des Wortes wird daher vielleicht niemals die Zeit gekommen sein.

Indessen sind die hier sich ergebenden Lücken in einer anderen unser Wissensbedürfniss gleichfalls befriedigenden Weise auszufüllen. Das Studium der verschiedensten Wirbelthiere lehrt uns, dass sie sich nach einem gemeinsamen Plane entwickeln, dass die ersten Entwicklungsprocesse in allen principiell wichtigen Punkten übereinstimmen, und dass Verschiedenheiten, die uns hier und da entgegentreten, durch Ursachen untergeordneter Art, wie zum Beispiel durch einen grösseren Gehalt der Eizelle an Dotter hervorgerufen werden.

Wenn wir sehen, dass die erste Anlage des centralen Nervensystems, des Auges, der Wirbelsäule, der Eingeweide etc. bei den Säugethieren im Ganzen ebenso wie bei den Amphibien, Vögeln und Reptilien geschieht, so ist der Schluss sehr naheliegend und gerechtfertigt, es werde von dieser allgemeinen Erscheinung auch der Mensch in seiner Entwicklung keine Ausnahme machen. So werden wir beim Studium der Entwicklungsgeschichte von selbst auf die vergleichende Methode hingeführt. Was wir von der Entwicklung des Menschen der Natur der Sache nach nicht erfahren können, suchen wir durch die Untersuchung anderer Wirbelthiere zu erschliessen.

In früheren Jahrzehnten war das Ei des Hühnchens das bevorzugte Object, von welchem wir die zahlreichsten und vollständigsten Beobachtungsreihen besitzen. In den letzten 20 Jahren hat sich die Forschung auch der Classe der Säugethiere, bei deren Untersuchung

die grössten Schwierigkeiten zu überwinden sind, sowie der Reptilien, Amphibien, Fische etc. zugewendet. Erst durch die Beobachtung so verschiedenartiger Objecte ist Klarheit in viele Vorgänge gebracht worden, die bei Betrachtung des Hühnchens allein uns in ihrem Wesen unverständlich geblieben waren. Denn erst so lernte man das Allgemeine und Wichtige vom Nebensächlichen und Unwichtigen unterscheiden und die Entwicklungsgesetze in ihrer Allgemeinheit verstehen.

Ich werde mich daher auch in diesem Lehrbuch nicht an ein einzelnes Object, wie an das Ei des Hühnchens oder des Kaninchens, halten, sondern von allgemeineren vergleichenden Gesichtspunkten aus darzustellen suchen, was wir durch ausgedehnte Untersuchungsreihen bisher zum Beispiel über das Wesen des Befruchtungs- und des Furchungsprocesses, der Keimblätterbildung etc. als gesetzmässig erkannt haben.

Indessen erwarte man kein Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte! Zweck und Aufgabe ist in erster Reihe die Entwicklung und den Bau des menschlichen Körpers verstehen zu lernen. Was wir darüber wissen, ist vor allen Dingen in den Vordergrund gestellt und die Entwicklungsgeschichte der übrigen Wirbelthiere nur, soweit es zu dem angedeuteten Zwecke erforderlich war, herangezogen und gleichsam ausgenutzt worden.

In die von uns in Aussicht genommene Eintheilung des entwicklungsgeschichtlichen Materials nach den einzelnen Organsystemen lässt sich eine grosse Reihe von Vorgängen, mit denen die Entwicklung beginnt, nicht einordnen, da am Anfang im Keim die Anlagen zu bestimmten, später gesonderten Organen nicht erkennbar sind. Ehe es zur Organbildung überhaupt kommt, sondert sich erst das Ei in zahlreiche Zellen, diese ordnen sich darauf in einzelne grössere Complexe, die man die Keimblätter oder die Primitivorgane des Embryo genannt hat. Ferner werden bei den höheren Wirbelthieren einzelne Organe gebildet, die nur für das embryonale Leben von Bedeutung sind und später wieder verloren gehen, die Eihüllen nämlich und Eianhänge. Alle derartigen Vorgänge werden wir im Zusammenhang für sich besonders behandeln. Hiernach können wir unser Thema in zwei Hauptabschnitte zerlegen, von welchen der erste über die Anfangsprocesse der Entwicklung und die embryonalen Hüllen, der zweite über die Entstehung der einzelnen Organsysteme handeln wird.

Um Vorgerückteren ein tieferes Studium und ein Eindringen in die embryologische Literatur zu erleichtern, wird am Schluss der einzelnen Capitel eine Uebersicht über die wichtigeren Originalarbeiten gegeben werden. Dagegen mögen Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte gleich hier Erwähnung finden.

Hand- und Lehrbücher.

G. Valentin. Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rücksicht der Entwicklung der Säugethiere und Vögel. Berlin 1845.

Bischoff. Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1842.

H. Rathke. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Leipzig 1861.

A. Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Academische Vorträge. Leipzig 1861. 2. ganz umgearbeitete Auflage. Leipzig 1879.

Derselbe. Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Auflage. Leipzig 1884.

Schenk. Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere. Wien 1874.

E. Haeckel. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1874. Dritte Auflage. 1877.

M. Foster und F. M. Balfour. The elements of embryologie. Part. 1. (Hühnchen). London 1874. 2 edit. by Adam Sedgwick and Walter Heape 1883. Deutsche Uebersetzung durch Kleinenberg. Leipzig 1876.

W. His. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.

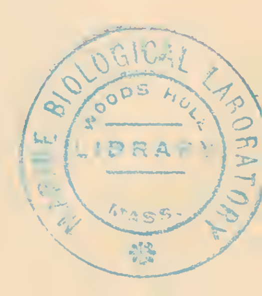
F. M. Balfour. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. Vetter. Jena 1881. 2 Bände.

G. Romiti. Lezioni di embriogenia umana e comparata dei vertebrati. Siena 1881. 82.

W. Preyer. Specielle Physiologie des Embryo. 1883. 84.

C. K. Hoffmann. Grondtrekken der vergelijkende Ontwikkelingsgeschiedenis van de gewervelde Dieren. Leiden 1884.

ERSTER HAUPTTHEIL.



ERSTES CAPITEL.

Beschreibung der Geschlechtsproducte.

Ei- und Samen-Zelle.

Die Entwicklung eines neuen Geschöpfes kann bei den meisten Thieren und ausnahmslos bei allen Wirbelthieren nur dann stattfinden, wenn von zweien durch ihr Geschlecht unterschiedenen Individuen Fortpflanzungsstoffe, vom Weibe das Ei und vom Manne das Samenkörperchen oder der Samenfaden, ausgeschieden werden und wenn dieselben zu geeigneter Zeit in Folge des Zeugungsactes zur Vereinigung kommen.

Ei und Samenfaden sind einfache Elementartheile oder Zellen, die in besonderen drüsigen Organen, die Eizellen in den Eierstöcken des Weibes und die Samenzellen in den Hoden des Mannes, gebildet werden. Nach Eintritt der Geschlechtsreife lösen sie sich zu bestimmten Zeiten in den Geschlechtsorganen aus dem Verbande mit den übrigen Zellen des Körpers los, werden aus dem elterlichen Organismus ausgeschieden und stellen jetzt, indem Eizelle und Samenzelle zusammentreffen und wenn sonst die geeigneten Entwicklungsbedingungen vorhanden sind, den Ausgangspunkt für einen neuen kindlichen Organismus dar.

Mit den Eigenschaften der beiderlei Geschlechtsproducte werden wir uns daher zunächst bekannt zu machen haben.

1. Die Eizelle.

Das Ei ist weitaus die grösste Zelle des thierischen Körpers. Seine einzelnen Bestandtheile hat man zu einer Zeit, wo man von seiner Zellennatur noch nichts wusste, mit besonderen, noch jetzt üblichen Namen belegt. Den Inhalt bezeichnete man als Eidotter oder Vitellus, den Zellenkern als Vesicula germinativa oder Keimbläschen, dessen Entdeckung durch den Physiologen Purkinje geschah; die Kernkörperchen oder Nucleoli nannte man Keimflecke oder Maculae germinativae, (Wagner) die Zellenmembran endlich die Dotterhaut oder Membrana vitellina. Alle diese Theile weichen in nicht unerheblicher Weise von der gewöhnlichen Beschaffenheit des Protoplasma und des Kerns der meisten thierischen Zellen ab.

Der **Eidotter** (Figur 1) sieht selten, wie das Protoplasma der meisten Zellen,

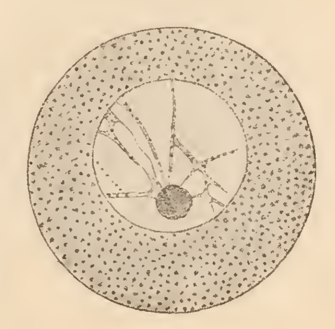


Fig. 1. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinodermen. Das grosse Keimbläschen zeigt in einem Netzwerk von Fäden, dem Kernnetz, einen Keimfleck oder Nucleolus.

homogen, schleimig und feinkörnig aus, gewöhnlich ist er undurchsichtig und grobkörnig. Es rührt dies daher, dass die Eizelle während ihrer Entwicklung im Eierstock Nahrungsmaterialien oder Reservestoffe in sich ablagert, die erst später, wenn der Entwicklungsprocess beginnt, allmählich beim Wachsthum der embryonalen Zellen aufgebraucht werden. Die Reservestoffe sind Fett und Eiweisssubstanzen, die für sich oder gemischt als grössere und kleinere Dotterkugeln, Dotterplättchen u. s. f. in die protoplasmatische Grundsubstanz der Zelle abgelagert sind. Letztere ist die wichtigste Substanz des Eies, da in ihr sich, wie wir aus vielen Erscheinungen schliessen, die hauptsächlichen Lebensprocesse abspielen. Wir müssen daher im Dotter nach dem Vorschlag von v. Beneden unterscheiden 1) das Eiprotoplasma und 2) die in ihm aufgespeicherten Dotterstoffe von chemisch verschiedener Natur, das Deutoplasma.

Wenn die Ablagerung von Reservestoffen in sehr hohem Grade stattfindet, so kann durch sie die eigentlich wichtige Substanz des Eiprotoplasma fast ganz verdeckt werden. Sie füllt alsdann die kleinen Lücken zwischen den dicht zusammengedrängten Dotterkugeln, Dotter-Schollen oder Plättchen wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerks aus und erscheint auf einem Durchschnitt nur als ein zartes Netzwerk, in dessen kleineren und grösseren Maschen die Dotterbestandtheile liegen. Nur an der Oberfläche des Eies ist stets das Eiplasma als eine mehr oder weniger dicke zusammenhängende Rindenschicht vorhanden.

Das **Keimbläschen** lagert gewöhnlich in der Mitte des Eies; es stellt das grösste Kerngebilde des thierischen Körpers dar, dessen Grösse jedesmal zu der betreffenden Eiart in einem gewissen Wechselverhältniss steht. So erreicht es z. B. in den grossen Eiern der Amphibien, Reptilien und Vögel solche Dimensionen, dass es ohne jede Vergrösserung leicht gesehen und mit Nadeln für sich isolirt werden kann.

Das Keimbläschen (Figur 1 und 2) grenzt sich gegen den Dotter durch eine oft deutlich darzustellende feste Membran ab, welche verschiedene Inhaltsbestandtheile: den Kernsaft, das Kernnetz und die Kernkörper umschliesst. Der **Kernsaft** ist flüssiger als der Dotter, meist im frischen Zustand wasserhell und nimmt, wenn er durch Zusatz von Reagentien geronnen ist, nur wenig oder gar keine Farbstoffe in sich auf. Er wird von einem Netzwerk zarter Fäden (*kn*) durchsetzt, welche sich an die Kernmembran anheften. In diesem Netzwerk sind dann die Kernkörper oder **Keimflecke** (*kf*) eingeschlossen, kleine, meist kuglige, homogene, glänzende Gebilde, die aus einem dem Protoplasma verwandten Stoff, der Kernsubstanz oder dem Nuclein, bestehen. Vom Protoplasma unterscheidet sich das Nuclein (abgesehen von einigen anderen chemischen Reactionen) namentlich dadurch, dass es sehr begierig Farbstoffe wie

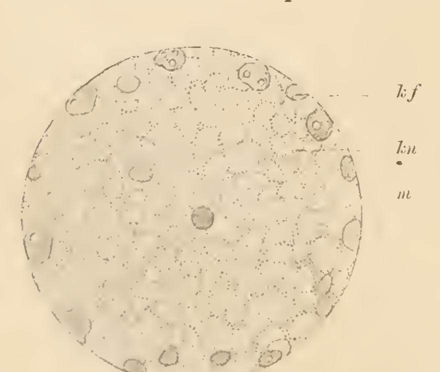


Fig. 2. Keimbläschen eines noch unreifen kleinen Froscheies. Dasselbe zeigt in einem dichten Kernnetz (*kn*) sehr zahlreiche meist wandständige Keimflecke (*kf*). *m* Kernmembran.

Carmin, Haematoxylin, Anilin etc. in sich aufnimmt, daher es auch von Flemming den Namen des Chromatin erhalten hat.

Die Anzahl der Keimflecke ist in den einzelnen Keimbläschen eine sehr verschiedene, aber für die einzelnen Eiarten ziemlich gleich bleibende; bald ist nur ein einziger Keimfleck (Figur 1), bald sind ihrer mehrere oder sehr viele vorhanden (Figur 2 *kf*). Je nachdem kann man mit Auerbach uninucleoläre, pluri- und multinucleoläre Keimbläschen unterscheiden.

Die weichen Theile des Eies werden endlich von schützenden **Hüllen** umschlossen, deren Anzahl und Beschaffenheit im Thierreich sowohl als auch innerhalb der Wirbelthiere eine ausserordentlich verschiedenartige sein kann. Dieselben theilen wir, wie es Ludwig gethan hat, am besten nach ihrer Entstehungsweise in zwei Gruppen ein, in die primären und in die secundären Eihüllen. Primäre Eihüllen sind solche, welche entweder von der Eizelle selbst oder innerhalb des Eierstocks und des Eifollikels von den Follikelzellen gebildet worden sind. Die vom Eidotter ausgeschiedenen nennt man Dotterhaut, Membrana vitellina, die vom Follikelepithel gebildeten Chorion. Als secundäre Eimembranen sind alle zu bezeichnen, welche erst ausserhalb des Eierstocks durch Ausscheidungen von Seiten der Wandung des Ausführungsapparates ihre Entstehung nehmen.

Im Einzelnen betrachtet weichen die Eier der verschiedenen Thierarten in hohem Grade von einander ab, so dass sie wohl als die für die Art am meisten characteristischen, thierischen Zellarten betrachtet werden müssen. Ihre Grösse, welche auf die geringere oder grössere Ansammlung des Deutoplasma zurückzuführen ist, schwankt so sehr, dass bei einzelnen Arten die Eizellen eben noch als kleine Pünktchen wahrgenommen werden können, während sie bei anderen um das Millionenfache grössere Dimensionen wie ein Hühner- oder sogar ein Straussenei erreichen. Die Form ist meist kuglig, seltener oval oder cylindrisch. Andere Verschiedenheiten entstehen durch die Art und Weise, wie Eiprotoplasma und Deutoplasma beschaffen und im Eiraum vertheilt sind; dazu kommt die wechselnde feinere Structur des Keimbläschens und die grosse Verschiedenartigkeit der Eihüllen.

Einige dieser Momente sind für die weitere Entwicklungsweise der Eizellen von grösserer Bedeutung. Man hat sie als Princip für eine **Eintheilung der so verschiedenen Eiarten** benutzt.

Am zweckmässigsten theilt man die Eier in zwei Hauptgruppen, in einfache und in zusammengesetzte Eier ein, von welchen die ersteren wieder in mehrere Untergruppen zerfallen.

A. Die einfachen Eier.

Einfache Eier nennen wir solche, die sich in einem Eierstock aus einer einzigen Keimzelle entwickeln. Zu ihnen gehören die Eier aller Wirbelthiere und der meisten Wirbellosen.

In dieser Hauptgruppe ergeben sich nach der Art und Weise, wie Protoplasma und Deutoplasma im Eiraum vertheilt sind, drei für die Gestaltung der ersten Entwicklungsprocesse sehr bedeutungsvolle Modificationen.

Im einfachsten Falle ist das Deutoplasma, das gewöhnlich nur in geringerer Menge in dem entsprechend kleinen Ei vorhanden ist, mehr oder minder gleichmässig im Protoplasma ver-

theilt (Fig. 1). In anderen Fällen hat sich von diesem ursprünglichen Zustand aus unter einer massenhaften Zunahme des Dottermaterials eine Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der beiden oben unterschiedenen Eisubstanzen entwickelt. An bestimmten Stellen des Eiraums hat sich das Eiplasma, an anderen Stellen das Deutoplasma in grösserer Menge angesammelt. Es hat sich somit ein Gegensatz zwischen protoplasmareicheren und protoplasmaärmeren Abschnitten der Eizelle herausgebildet. Eine stärkere Ausbildung dieses Gegensatzes übt einen ausserordentlich grossen und tiefgreifenden Einfluss auf die ersten Entwicklungsprocesse aus, welche sich nach der Befruchtung an der Eizelle vollziehen. Es treten nämlich die Veränderungen, welche wir später als Furchungsprocess zusammenfassen werden, nur an dem protoplasmareicheren Abschnitt des Eies ein, während der grössere an Deutoplasma reichere Abschnitt scheinbar ganz unverändert bleibt und nicht in Zellen zerlegt wird. Hierdurch wird während der Entwicklung der schon im ungetheilten Ei vorhandene Gegensatz ein ungleich grösserer und mehr in die Augen springender. Der eine Theil geht Veränderungen ein, zerlegt sich in Zellen und bildet aus diesen die einzelnen Organe, der andere Theil bleibt mehr oder minder unverändert und wird allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht. Nach dem Vorgang von Reichert hat man den protoplasmareicheren Theil des Dotters, auf den die Entwicklungsprocesse beschränkt bleiben, als Bildungsdotter und den andern als Nahrungsdotter bezeichnet.

Die ungleiche Vertheilung von Bildungsdotter (Vitellus formativus) und von Nahrungsdotter (Vitellus nutritivus) im Eiraum kann eine zweifache sein.

In dem einen Falle (Fig. 3) sammelt sich der Bildungsdotter an einem Pole des Eies zu einer flachen Keimscheibe *(k.sch.)* an. Dieselbe ist, da ihr specifisches Gewicht ein geringeres als dasjenige des am entgegengesetzten Pole angehäuften Nahrungsdotters (*n.d)* ist, stets nach oben gekehrt und breitet sich auf letzterem gleichsam wie ein Oeltropfen auf dem Wasser aus. Das Ei hat also hier eine polare Differenzirung erfahren und kann in der Ruhelage wegen der ungleichen Schwere der beiden Pole nur eine bestimmte Stellung einnehmen. Die ungleichen Pole unterscheidet man: den nach oben gerichteten leichteren Pol mit der Keimscheibe als den animalen *(A.P.)*, den nach abwärts gekehrten schwereren und dotterreicheren als den vegetativen *(V.P.)*. Die polare Differenzirung der Eier ist bei den Wirbelthieren häufiger anzutreffen, wie in der Klasse der Knochenfische, der Reptilien und der Vögel.

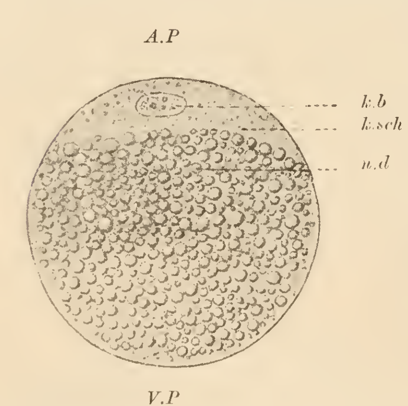


Fig. 3. Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter bildet am animalen Pole *A.P* eine Keimscheibe *k.sch*, in welcher das Keimbläschen *k.b* eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter *n.d* füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativem Pol (*V.P*) zu aus.

In dem anderen Fall (Fig. 4) sammelt sich der Bildungs-

dotter (*bd*) an der ganzen Oberfläche des Eies an und umgibt als gleichmässig dicke, feinkörnige Rindenschicht den central gelegenen Nahrungsdotter (*nd*). Das Ei ist central differenzirt und nimmt daher keine feste Ruhelage ein. War dort der Nahrungsdotter polständig, so ist er hier mittelständig. Ein derartiges Verhalten wird bei den Wirbelthieren niemals angetroffen, ist aber für viele Arthropoden characteristisch.

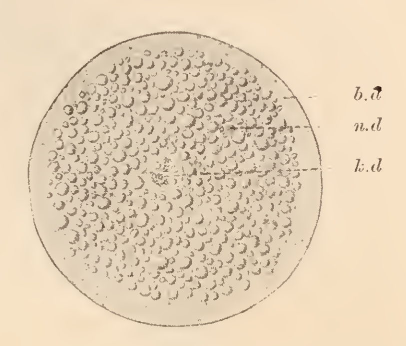


Fig. 4. Schema eines Eies mit mittelständigem Nahrungsdotter. Das Keimbläschen *k.b* nimmt die Mitte des Nahrungsdotters (*n.d*) ein, welcher von einem Mantel von Bildungsdotter (*b.d*) eingehüllt wird.

Um die 3 Modifikationen zu unterscheiden, hat sich Balfour der Ausdrücke alecithal, telolecithal und centrolecithal bedient. Alecithale nennt er die Eier, in welchen das Deutoplasma im Protoplasma gleichmässig vertheilt ist, telolecithale solche, bei denen der Nahrungsdotter am vegetativen Pole angesammelt ist, centrolecithale solche, bei denen die Ansammlung im Centrum erfolgt ist. Im Folgenden werden wir 1) von Eiern mit gleichmässig vertheiltem Dotter, 2) von Eiern mit polständigem Nahrungsdotter und 3) von Eiern mit mittelständigem Nahrungsdotter sprechen.

Es wird jetzt zweckmässig sein, das eben Gesagte an typischen Beispielen zu erläutern und wählen wir hierzu die Eier der Säugethiere, der Amphibien, der Vögel und der Arthropoden, auf welche wir auch später bei der Darstellung der weiteren Entwicklungsvorgänge öfters wieder zurückkommen werden.

Das Ei der Säugethiere und des Menschen ist ausserordentlich klein, indem es durchschnittlich nur 0,2 mm misst. Es ist daher auch erst in unserem Jahrhundert im Jahre 1827 durch Carl Ernst v. Baer entdeckt worden, nachdem man vor ihm die viel grösseren Graaff'schen Follikel des Eierstocks, in welchen die viel kleineren wahren Eier erst eingeschlossen sind, für die letzteren fälschlicher Weise gehalten hatte. Das Säugethierei (Fig. 5) besteht hauptsächlich aus durchsichtiger, feinkörniger protoplasmatischer Substanz, in welche nur spärliche, dunkle, fettähnliche Kügelchen und Körner (Deutoplasma) eingelagert sind. Das Keimbläschen (*kb*) enthält in ein Kernnetz (*kn*) eingelagert einen grösseren Keimfleck (*kf*) mit einigen kleineren Nebenflecken. Die Eihülle heisst Zona pellucida (*zp*), weil sie als eine verhältnissmässig dicke und helle Lage den Dotter umgiebt, sie ist eine primäre Bildung, welche innerhalb des Graaff'schen Bläschens von den Follikelzellen ausgeschieden wird. Bei stärkeren Vergrösserungen erscheint die Zona pellucida (*z.p*) radiär gestreift, sie wird nämlich von zahlreichen Porenkanälchen durchsetzt, in welche, solange das Ei im Graaff'schen Follikel verweilt, sowohl pseudopodienartige Fortsätze des Dotters als auch der Follikelzellen (*f.z*), wahrscheinlich zum Zweck der Ernährung und des Wachsthums des Eiinhalts, eindringen.

Mit dem Säugethierei stimmen in ihrer Grösse und in der Art, wie beide Dotterarten noch gleichmässig im Eiraum vertheilt sind, die

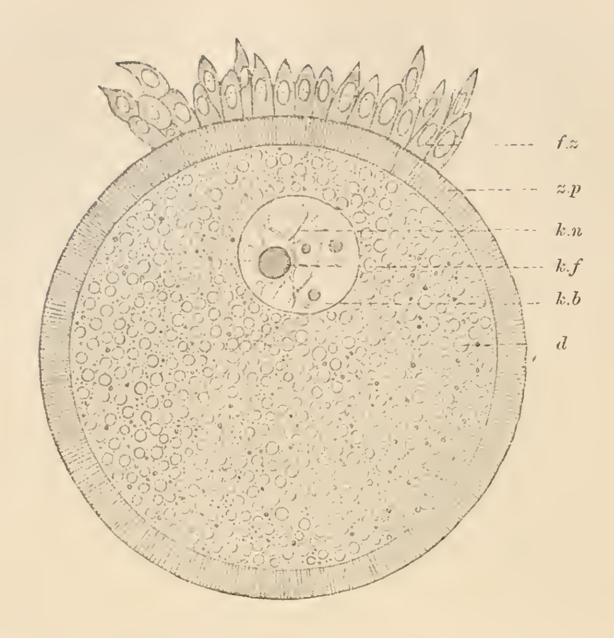


Fig. 5. Ei aus einem 2 mm dicken Follikel des Kaninchens nach WALDEYER. Dasselbe ist von der Zona pellucida (*z p*) umgeben, welcher an einer Stelle Follikelzellen (*f.z*) aufsitzen. Der Dotter enthält Körner von Deutoplasma (*d*). In das Keimbläschen *k.b* ist das Kernnetz (*k n*) besonders eingezeichnet, welches einen grossen Keimfleck (*k f*) einschliesst.

Eier vieler Wirbellosen, wie der Würmer, Mollusken, Echinodermen und Coelenteraten überein.

Einen Uebergang von den einfachen Eiern mit ungesondertem Dottermaterial zu den Eiern mit deutlich ausgeprägter und äusserlich erkennbarer polarer Differenzirung bilden die als zweites Beispiel aufgeführten Eier der Amphibien; diese haben schon sehr reichlich Nahrungsdotter in sich abgelagert und dadurch eine sehr beträchtliche Grösse erlangt. Das Froschei z. B. ist durch und durch erfüllt von dicht zusammengepressten fettglänzenden Dotterschollen und Dotterplättchen. Das Eiprotoplasma breitet sich theils zwischen den Plättchen als Netzwerk aus, theils bildet es an der Oberfläche des Eies eine dünne Rindenschicht. Bei näherer Prüfung lässt sich indessen bereits hier der Beginn einer polaren Differenzirung auf das Deutlichste erkennen; sie gibt sich darin kund, dass an einem Pol, der zugleich durch oberflächliche Pigmentablagerung schwarz erscheint, die Dotterplättchen kleiner und von reichlicherem Eiplasma eingehüllt sind und dass wahrscheinlich in Folge dessen auch schon geringe Verschiedenheiten im specifischen Gewicht zwischen der pigmentirten und der unpigmentirten oder der animalen und der vegetativen Eihälfte wahrzunehmen sind.

Das Keimbläschen (Fig. 2) lagert im unreifen Ei in der Mitte, ist ausserordentlich gross, mit blossem Auge zu sehen und multinucleolär, indem 100 und mehr grosse Keimflecke (*kf*) sich dicht unter der Kernmembran ausgebreitet finden. Die Hüllen zeigen im Vergleich zum Säugethiere eine Vermehrung, da sich zu einer im Follikel gebildeten

Zona pellucida (Zona radiata) später noch eine secundäre Hülle, eine dicke, von der Eileiterwandung ausgeschiedene, klebrige, im Wasser quellende Gallerthülle hinzugesellt.

Die bei den Amphibien gleichsam noch in Entwicklung begriffene polare Differenzirung tritt uns in unserem dritten Beispiel, dem Ei eines Vogels, scharf ausgeprägt entgegen.

Um uns ein richtiges Bild von der Beschaffenheit der Eizelle des Huhnes oder irgend eines anderen Vogels zu machen, müssen wir dieselbe noch im Eierstock aufsuchen in dem Augenblicke, wo sie ihr Wachsthum vollendet hat und im Begriff steht, sich aus dem Follikel abzulösen. Wir erfahren dann, dass in dem traubenförmigen Eierstock sich nur der kuglige Eidotter, das sogenannte Gelbei, entwickelt, welches für sich eine ausserordentlich grosse Zelle darstellt (Fig 6a). Es wird von einem dünnen aber ziemlich festen Häutchen (*d.h*) der Dotterhaut, (tunica adventitia) eingeschlossen, deren Verletzung ein Ausfliessen des weichen breiigen Inhalts zur Folge hat. An letzterem wird man bei genauerer Untersuchung einen kleinen weisslichen Fleck, die Keimscheibe (*ksch*) (Discus proligerus, auch Hahnentritt oder Narbe, Cicatricula, genannt) entdecken. Sie hat etwa einen Durchmesser von 3 bis 4 mm. und besteht aus Bildungsdotter, an welchem sich der Furchungsprocess allein vollzieht, aus einem feinkörnigen Protoplasma mit kleinen Dotterkügelchen; in ihr findet sich auch das Keimbläschen, Fig. 6a (*kb*) und Fig. 6b (*x*), welches der Keimscheibe entsprechend gleichfalls etwas abgeplattet und linsenförmig ist.

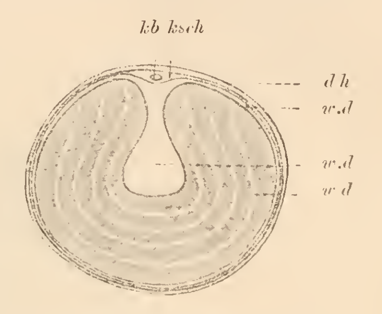


Fig. 6a. Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock.
k.sch Keimscheibe, *k.b* Keimbläschen, *w.d* Weisser Dotter, *g.d* Gelber Dotter, *d.h* Dotterhaut.

Die übrige Hauptmasse der Eizelle ist Nahrungsdotter, er setzt sich aus zahllosen Dotterkügelchen zusammen, die durch geringe Spuren von Eiplasma, wie durch einen Kitt, verbunden werden. Ueber eine feinere Structur desselben erhalten wir Aufschluss durch dünne Durchschnitte, welche senkrecht zur Keimscheibe durch die gehärtete Dotterkugel anzufertigen sind. Wir unterscheiden jetzt nach Verschiedenheiten

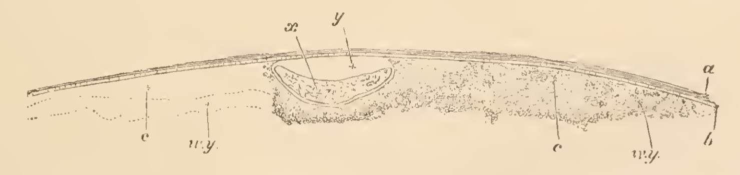


Fig. 6b. Durchschnitt der Keimscheibe eines noch in der Kapsel eingeschlossenen reifen Eierstockseies nach Balfour.
a Bindegewebskapsel des Eies; *b* Epithel der Kapsel, an dessen Innenseite auf dem Ei die Dotterhaut liegt; *c* körnige Substanz der Keimscheibe; *wy* weisser Dotter, der unmerklich in die feinkörnige Substanz der Keimscheibe übergeht; *x* das von einer deutlichen Membran umgebene, aber geschrumpfte Keimbläschen; *y* ursprünglich vom Keimbläschen eingenommener, durch seine Schrumpfung leer gewordener Raum

der Färbung und der elementaren Zusammensetzung den weissen und den gelben Dotter (Fig. 6[a]).

Der weisse Dotter (*wd*) ist nur in spärlicher Menge in der Eizelle vorhanden und stellt einen dünnen Ueberzug auf der ganzen Oberfläche, die weisse Dotterrinde, her; zweitens sammelt er sich unter der Keimscheibe, für welche er gleichsam ein Bett oder Polster bildet (Panderscher Kern), in etwas grösserer Menge an und dringt drittens von hier aus in Form eines Zapfens in den gelben Dotter bis zum Centrum der Kugel vor, wo er kolbenartig anschwillt (Latebra, Purkinje). Beim Kochen des Eies gerinnt er weniger und bleibt flüssiger als der gelbe Dotter. Dieser lässt im geronnenen Zustand auf dem Durchschnitt eine Schichtung erkennen, indem er gleichsam aus kleineren und grösseren Kugelschalen besteht, die um die Latebra herumgelegt sind.

Auch in der Beschaffenheit ihrer elementaren Theilchen sind beide Dotterarten von einander verschieden. Der gelbe Dotter besteht aus weichen dehnbaren Kügelchen (Fig. 7 *A*) von 25 bis 100 μ Grösse,



Fig. 7. Dotterelemente aus dem Ei des Huhns nach Balfour.
A Gelber Dotter. *B* Weisser Dotter.

die noch kleinste, stark lichtbrechende Körnchen enthalten. Die Elemente des weissen Dotters sind meist kleiner (Fig. 7 *B*), ebenfalls kugelig, schliessen aber ein oder mehrere grössere stark lichtbrechende Körner ein. Die Zwischenräume zwischen den grösseren und kleineren Dotterkügelchen werden von dem Eiplasma eingenommen, das sich von der Keimscheibe aus in den Nahrungsdotter hinein continuirlich fortsetzt.

Von dem so beschaffenen Eierstocksei unterscheidet sich ein frisch gelegtes Hühnerei (Fig. 8) in seinem Aussehen. Dies rührt daher, dass um den Dotter, wenn er sich aus dem Ovarium ablöst und von dem Ausführweg des weiblichen Geschlechtsapparates oder dem Eileiter aufgenommen wird, von den Wandungen des letzteren mehrere secundäre Umhüllungen, das Eiweiss oder Albumen, die Schalenhaut und die Kalkschale abgelagert werden. Jeder dieser Theile wird in einem besonderen Abschnitt des Eileiters der Henne gebildet. Derselbe zerfällt nämlich in 4 Abschnitte: 1) in einen engen längeren flimmernden Anfangstheil, in welchen das abgelöste Ei aufgenommen und wo es von den daselbst angesammelten Samenfäden befruchtet wird, 2) in einen mit Längsfalten bedeckten drüsigen Abschnitt, von welchem das Eiweiss secernirt und in dicker Schicht um den Dotter ausgebreitet wird, 3) in einen etwas ausgeweiteten, mit kleinen Zellen bedeckten Theil, dessen Zellen Kalksalze ausscheiden und so die Bildung der Kalkschale veranlassen, 4) in einen wieder engeren und kurzen Abschnitt, durch welchen das Ei bei der Ablage, ohne weiter verändert zu werden, rasch hindurchtritt.

Die vom Eileiter nach einander gelieferten Umhüllungen haben folgende Beschaffenheit:

Das Eiweiss oder Albumen *(w)* stellt ein Gemisch mehrerer Stoffe dar; es enthält nach chemischen Analysen 12 % Eiweissstoffe, 1,5 % Fett und andere Extractivstoffe, 0,5 % Salze (Chlorkalium, Chlornatrium, Sulphate und Phosphate), 86 % Wasser. Es umgibt in mehreren Schichten von wechselnder Consistenz den Dotter. Eine ihm ziemlich dicht auflagernde Schicht ist fester und noch deswegen besonders bemerkenswerth, weil sie sich in zwei eigenthümliche und aus sehr dichter Eiweisssubstanz bestehende, spiralig aufgerollte Stränge (*ch.l.*), die Hagelschnüre oder Chalazen fortsetzt, welche sich durch das Albumen hindurch zu dem stumpfen und spitzen Pole des Eies begeben.

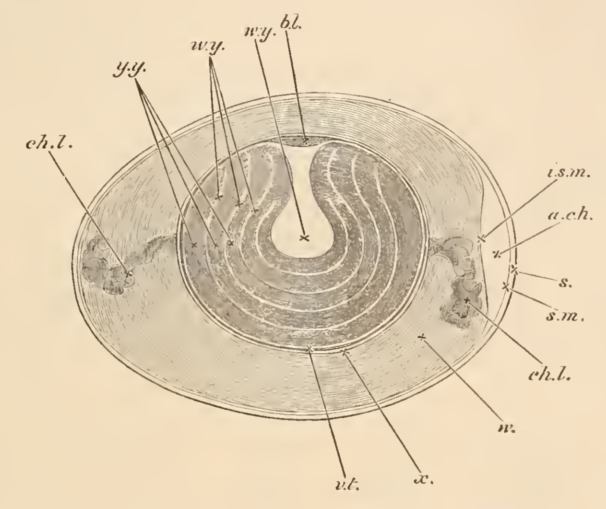


Fig. 8. Schematischer Längsschnitt eines unbebrüteten Hühnereies. (Nach ALLEN THOMSON, etwas verändert.)

bl. Keimscheibe, *w.y.* weisser Dotter; derselbe besteht aus einer centralen flaschenförmigen Masse und einer Anzahl concentrisch den gelben Dotter *y y.* umgebender Schichten; *v.t.* Dotterhaut; *x.* etwas flüssige Eiweissschicht, welche den Dotter unmittelbar umgibt; *w.* Eiweiss aus abwechselnd dichteren und flüssigeren Lagen zusammengesetzt: *ch.l.* Chalazen (Hagelschnüre); *a.ch.* Luftkammer am stumpfen Ende des Eies. Sie ist einfach ein Zwischenraum zwischen den beiden Schichten der Schalenhaut; *i.s.m.* innere, *s.m.* äussere Schicht der Schalenhaut; *s.* Schale.

Das Eiweiss wird nach aussen von der dünnen aber festen, aus verfilzten Fasern zusammengesetzten Schalenhaut (*s.m*) (Membrana testae) eingeschlossen. Sie ist in zwei Lamellen zerlegbar, in eine äussere, dickere und festere, und in eine dünnere, glatte, innere Lamelle. Beide weichen am stumpfen Pole des Eies bald nach seiner Ablage auseinander und schliessen zwischen sich einen mit Luft gefüllten Hohlraum ein (*a.c.h*), die sogenannte Luftkammer, welche sich während der Bebrütung immer mehr vergrössert und für die Athmung des sich entwickelnden Hühnchens von Bedeutung ist.

Die Schale endlich oder Testa (*s.*) legt sich an die Schalenhaut dicht an und besteht aus 2 % einer organischen Grundlage, in welche 98 % Kalksalze abgelagert sind. Sie ist porös, von kleinen Kanälchen durchsetzt, durch welche die atmosphärische Luft in das Innere des

Eies eindringen kann. Die Porosität der Kalkschale ist für die normale Entwicklung des Eies ein unbedingtes Erforderniss, da nur bei immer erneuter Sauerstoffzufuhr die Lebensprocesse im Protoplasma sich abspielen können. Man wird in kurzer Zeit den Tod des bebrüteten Eies hervorrufen, wenn man die Porosität der Kalkschale dadurch vernichtet, dass man sie mit Oel durchtränkt oder mit Firniss die Poren verschliesst.

B. Die zusammengesetzten Eier.

Zusammengesetzte Eier finden sich nur in wenigen Abtheilungen der wirbellosen Thiere, wie bei den Cestoden, Trematoden etc. vor; sie bieten uns das Bemerkenswerthe dar, dass sie sich durch Zusammenfügen mehrerer Zellen aufbauen, die sich in zwei verschiedenen Drüsen des weiblichen Geschlechtsapparates, in dem Keimstock und in dem Dotterstock, bilden. Im Keimstock entwickelt sich die Eizelle im engeren Sinne, die hier immer sehr klein ist und fast nur aus Eiplasma besteht. Wenn sie bei ihrer Reife sich aus ihrer Umgebung ablöst und in die Ausführwege geräth, muss sie an der Ausmündung des Dotterstocks vorbeipassiren; hier gesellen sich nun zu ihr eine Anzahl von Dotterzellen, welche durch Einlagerung von Reservestoffen in das Protoplasma trüb und grobkörnig aussehen und die Mitgift bilden, welche dem sich entwickelnden Keim vom mütterlichen Organismus auf den Weg gegeben wird. Das Ganze wird darauf von einer oder mehreren secundären Eihüllen eingeschlossen und stellt das zusammengesetzte Ei dar. In diesem spielen sich die Entwicklungsprocesse einzig und allein an der einfachen Keimzelle ab, welche allein befruchtet wird und sich theilt, während die Dotterzellen allmählich zerfallen und als Nährmaterial aufgebraucht werden. Insofern erleidet bei näherer Prüfung auch hier das allgemeine Gesetz keine Ausnahme, dass der kindliche Organismus seinen Ursprung aus einer einzigen Zelle des mütterlichen Körpers nimmt.

2. Die Samenzelle.

Im Gegensatz zu den Eiern, welche die grössten Zellen des thierischen Körpers sind, stellen die Samenzellen oder Samenfäden (Spermatozoën) die kleinsten Elementartheile dar; sie sind in grösster Menge in der männlichen Samenflüssigkeit angehäuft, können in ihr aber nur bei stärkeren Vergrösserungen, meist als feine sich bewegende Fäden gesehen werden. Da jede Zelle wenigstens aus zwei Theilen besteht, nämlich aus Kern und Protoplasma, so werden wir dieselben auch hier aufzusuchen haben, wobei wir uns an die Beschreibung der menschlichen Samenfäden halten wollen.

Beim Menschen sind die Fäden (Fig. 9), etwa 0,5 mm lang und lassen einen das Vorderende bezeichnenden kurzen, aber dickeren Abschnitt als Kopf (*k*), einen langen, dünnen, fadenförmigen Anhang (*s*) als Schwanz und zwischen beiden noch ein sogenanntes Mittelstück (*m*) unterscheiden.

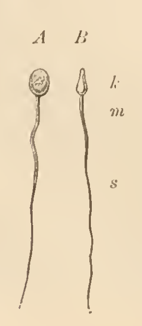


Fig. 9. Reife Samenfäden des Menschen in zwei verschiedenen Ansichten. Dieselben bestehen aus Kopf (*k*), Mittelstück (*m*) und Schwanz (*s*).

Der Kopf (*k*) hat die Form eines ovalen Plättchens, das auf beiden Flächen ein wenig napfartig ausgehöhlt und nach dem Vorderende zu etwas zugespitzt ist. Von der Seite (*B*) gesehen, gewinnt er eine gewisse Aehnlichkeit mit einer platt gedrückten Birne. In chemischer Hinsicht wird er, wie mikrochemische Reactionen lehren, aus Kernsubstanz (Nuclein oder Chromatin) gebildet. Mit ihm verbindet sich durch einen kurzen als Mittelstück (*m*) bezeichneten Theil der enge fadenartige Anhang (*s*), der protoplasmatischer Natur ist und am besten einer Geissel verglichen werden kann, da er, wie diese, vermöge seiner contractilen Eigenschaften eigenthümlich schlängelnde Bewegungen ausführt. Dadurch bewegt sich der Samenfaden in der Flüssigkeit, der Kopf voraus, mit ziemlicher Geschwindigkeit vorwärts.

Von verschiedenen Seiten hat man daher — und wie wir meinen, mit vollem Recht — die Samenfäden als Flimmer- oder noch besser als Geisselzellen bezeichnet.

In ähnlicher Weise wie beim Menschen sind die Samenfäden bei den übrigen Wirbelthieren beschaffen; es fehlt hier im Grossen und Ganzen die Formenmannigfaltigkeit, welche uns beim vergleichenden Studium der Eizelle im Thierreich entgegengetreten war.

Dass die Samenfäden in der That umgewandelte Zellen sind, ist durch nichts Besseres als durch ihre Entwicklung zu beweisen. Nach den ausgedehnten Untersuchungen von LA VALETTE bildet sich je ein Samenfaden aus einer Samenzelle oder Spermatocyte und zwar der Kopf aus dem Kern, der contractile Faden aus dem Protoplasma. Am genauesten hat FLEMMING die hierbei stattfindenden Umbildungen bei Salamandra maculata untersucht und an diesem Object (Fig. 10) gezeigt, dass nicht der ganze Kern der Spermatocyte, sondern nur die färbbare Substanz des Kerns, das Chromatin, zum Samenfadenkopf wird. Das Chromatin sondert sich vom ungefärbten Rest des Kerns und bildet einen sich spiral aufrollenden Faden, der in Form und Grösse mit dem färbbaren Theil des Samenfadens übereinstimmt. Zuerst liegt der chromatische Faden in der Kernblase eingeschlossen, später wird er durch Auflösung der Kernmembran frei und verbindet sich durch ein Mittelstück, über dessen Entstehung noch genauere Angaben fehlen, mit dem contractilen Faden, der sich aus dem Protoplasma der Spermatocyte differenzirt und längere Zeit noch mit protoplasmatischen Verdickungen besetzt ist.

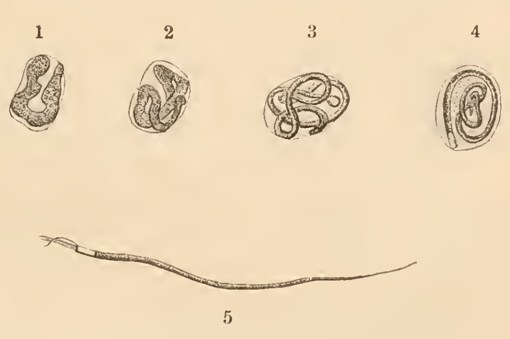


Fig. 10. Entwicklung der Samenfäden von Salamandra maculata nach FLEMMING.

1—4 Kerne, in denen sich das Chromatin zum Samenfadenkopf umbildet. In 5 hat sich der in 4 noch aufgerollte Kopftheil nach Zerreissung der Kernmembran gestreckt. Vom langen fadenförmigen Schwanzanhang ist nur das Anfangsstück mit gezeichnet.

Warum sind die männlichen Geschlechtszellen so klein und fadenförmig und so verschiedenartig von den Eiern beschaffen?

Die Unähnlichkeit zwischen den männlichen und weiblichen Ge-

schlechtszellen erklärt sich daraus, dass zwischen beiden eine Arbeitstheilung stattgefunden hat, indem sie sich verschiedenen Aufgaben angepasst haben. — Die weibliche Zelle hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprocesse erforderlich sind, zu sorgen. Sie hat daher im Ovarium Dottermaterial, gleichsam Reservestoffe für die Zukunft, in sich aufgespeichert und ist dementsprechend gross und unbeweglich geworden. Da nun aber zum Zustandekommen eines Entwicklungsprocesses noch die Vereinigung mit einer zweiten Zelle eines anderen Individuums erforderlich ist, ruhende Körper sich aber nicht vereinigen können, so hat diese andere Aufgabe der männliche Elementartheil übernommen. Er hat sich zum Zweck der Fortbewegung, und um die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle zu ermöglichen, in einen contractilen Faden umgebildet und hat sich aller Substanzen vollständig entledigt, welche, wie zum Beispiel das Dottermaterial, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat er zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgiebt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmässigste ist.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen vor allen Dingen die Verhältnisse im Pflanzenreiche. Man findet niederste Pflanzen, bei denen die beiden copulirenden Geschlechtszellen ganz gleichartig, nämlich klein und beweglich sind, und andere verwandte Arten, bei welchen sich eine allmählich erfolgende Differenzierung in der Weise beobachten lässt, dass die eine Zelle grösser, weil dotterreicher und unbeweglich, die andere dagegen kleiner und beweglicher wird. Hiermit hängt dann in selbstverständlicher Weise zusammen, dass jetzt das ruhende Ei von der schwärmenden Zelle aufgesucht werden muss.

Noch einige physiologische Bemerkungen mögen hier Platz finden. Im Vergleich zu anderen Zellen des thierischen Körpers und namentlich im Vergleich zu den Eiern zeichnen sich die Samenfäden durch grössere Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit aus, was für das Gelingen des Befruchtungsprocesses in vielen Fällen von Wichtigkeit ist. Nach ihrer Lösung aus dem Zellenverbande verweilen die reifen Samenfäden Monate lang im Hoden und Samenleiter, ohne ihre befruchtende Kraft einzubüssen. Auch in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt, scheinen sie noch längere Zeit, beim Menschen vielleicht einige Wochen lang, lebensfähig zu bleiben. Für einige Thiere ist dies mit Bestimmtheit nachweisbar. So ist von den Fledermäusen bekannt, dass sich der Samen im Uterus des Weibchens während des ganzen Winters hindurch in einem lebendigen Zustand erhält, und vom Huhn weiss man, dass es noch bis zum 18ten Tage nach Entfernung des Hahns befruchtete Eier legen kann.

Aeusseren Eingriffen gegenüber erweist sich der Samen sehr viel widerstandskräftiger als die Eizelle, die leicht geschädigt und abgetödtet wird. Wenn man z. B. Samen gefrieren lässt und wieder aufthaut, kehrt die Bewegung der Samenfäden wieder. Viele Salze, wenn sie nicht in zu starker Concentration angewandt werden, wirken nicht schädigend. Narcotica in starker Concentration und bei längerer Einwirkung machen die Fäden bewegungslos, ohne sie aber zunächst abzutödten, denn durch Entfernung des schädigenden Mittels kann man sie wieder beleben.

Alcalische Lösungen regen in starker Verdünnung die Bewegung

der Samenfäden an, Säuren dagegen, auch wenn sie sehr verdünnt sind, führen den Tod herbei. Demgemäss wächst auch in allen thierischen Flüssigkeiten von alcalischer Reaction die Lebhaftigkeit der Bewegung, während sie in sauren Lösungen sehr bald erlischt.

Geschichte. Die Entdeckung, dass Ei und Samenfäden einfache Zellen sind, ist für das Verständniss des ganzen Entwicklungsprocesses von ausserordentlicher Tragweite. Um dies in vollem Maasse zu würdigen, diene ein Excurs in das geschichtliche Gebiet, welcher uns mit einigen tiefgreifenden Umwandlungen, die unsere Auffassung vom Wesen entwicklungsgeschichtlicher Processe erfahren hat, bekannt machen wird.

Im vorigen Jahrhundert und noch am Anfang des jetzigen hatte man über die Natur der Geschlechtsproducte die unklarsten Vorstellungen. Die bedeutendsten Anatomen und Physiologen waren der Ansicht, dass die Eier in ihrem Bau mit den erwachsenen Organismen auf das vollständigste übereinstimmen und daher von Anfang an dieselben Organe in derselben Lage und Verbindung wie diese, nur in einem ausserordentlich viel kleineren Zustand, besitzen sollten. Da es nun auch mit den damaligen Vergrösserungsgläsern nicht möglich war, in den Eiern am Anfang ihrer Entwicklung die vorausgesetzten Organe wirklich zu sehen und nachzuweisen, nahm man zu der Hypothese seine Zuflucht, dass die einzelnen Theile, wie Nervensystem, Drüsen, Knochen etc. nicht nur in einem sehr kleinen, sondern auch durchsichtigen Zustand vorhanden sein müssen.

Um sich den Vorgang verständlicher zu machen, wies man als erläuterndes Beispiel auf die Entstehung einer Pflanzenblüthe aus ihrer Knospe. Wie in einer kleinen Knospe von den grünen noch fest zusammengeschlossenen Hüllblättern doch bereits schon alle Blüthentheile, wie Staubfäden nnd die gefärbten Kelchblätter, eingehüllt werden, wie diese Theile im Verborgenen wachsen und sich dann plötzlich zur Blüthe entfalten, wobei alle bis dahin verborgenen Theile enthüllt werden, so sollten auch in der Thierentwicklung die bereits vorhandenen aber kleinen und durchsichtigen Theile wachsen, sich allmählich enthüllen und unserem Auge erkennbar werden. Man hat daher die eben skizzirte Lehre die Theorie der Entfaltung oder Evolution genannt. Noch treffender ist indessen für sie die in den letzten Decennien eingeführte Bezeichnung Praeformationstheorie. Denn das Wichtige an ihr ist, dass das eigentliche Wesen der Entwicklung, oder das Werden in Abrede gestellt wird, dass sich in keinem Augenblicke der Entwicklung etwas Neues bildet, vielmehr jeder Theil von Anfang an vorhanden oder praeformirt ist. „Es giebt kein Werden!“ heisst es in den Elementen der Physiologie von Haller. „Kein Theil im Thierkörper ist vor dem andern gemacht worden und alle sind zugleich erschaffen“.

Als eine nothwendige Consequenz der scharf durchgeführten Evolutionstheorie, welche auch von Leibnitz, Haller und Anderen gezogen worden ist, ergiebt sich der Satz, dass in einem Keime, da sich die Thiergeschlechter in ununterbrochener Reihenfolge aus einander entwickeln, auch die Keime für alle späteren Geschöpfe schon angelegt oder eingeschlossen sind. In der Ausbildung dieser „Einschachtelungslehre“ ist man sogar so weit gegangen zu berechnen, wie viel Menschenkeime im Eierstock der Stammmutter Eva zum mindesten eingeschachtelt gewesen sein müssen, wobei man auf die Zahl 200 000 Millionen kam.

Die Evolutionstheorie trug einen Angriffspunct zu einer wissenschaftlichen Fehde in sich, da sich ja bei den höheren Organismen ein jedes

Individuum durch das Zusammenwirken zweier getrennter Geschlechter entwickelt. Als man daher ausser dem thierischen Ei auch mit den Samenfäden bekannt geworden war, erhob sich alsbald die lebhaft discutirte Frage, ob das Ei oder der Samenfaden der vorgebildete Keim sei. Jahrzehnte lang standen sich die feindlichen Lager der Ovisten und der Animalculisten entgegen, wobei Anhänger der letzteren Richtung bei Zuhilfenahme der damaligen Vergrösserungsgläser die Samenfäden des Menschen auch wirklich mit einem Kopf, mit Armen und Beinen ausgestattet zu sehen glaubten. Die Animalculisten erblickten im Ei nur den geeigneten Nährboden, welcher für das Wachsthum der Samenfäden erforderlich sei.

Solchen Lehren gegenüber brach für die Entwicklungsgeschichte eine neue Periode an, als Caspar Friedrich Wolff in einer Doctordissertation 1759 dem Dogma der Evolutionstheorie entgegen trat und die Praeformation verwerfend den wissenschaftlichen Grundsatz aufstellte, dass, was man nicht mit seinen Sinnen wahrnehmen könne, auch nicht im Keime praeformirt vorhanden sei. Am Anfang sei der Keim nichts anderes als ein unorganisirter, von den Geschlechtsorganen der Eltern ausgeschiedener Stoff, welcher sich erst in Folge der Befruchtung während des Entwicklungsprocesses allmählich organisire. Aus dem zunächst ungesonderten Keimstoffe lässt Wolff sich nacheinander die einzelnen Organe des Körpers sondern, welchen Process er in einzelnen Fällen bereits durch Beobachtung genauer festzustellen suchte. So wurde C. Wolff der Begründer der Lehre von der Epigenese, welche sich durch die Entdeckungen unseres Jahrhunderts als die richtige herausgestellt hat [1]).

Wolff's Lehre von dem unorganisirten Keimstoff hat seitdem einer tieferen Erkenntniss weichen müssen, Dank den verbesserten optischen Hilfsmitteln der Neuzeit und Dank der Begründung der Zellentheorie durch Schleiden und Schwann. Man gewann jetzt einen besseren Einblick in die elementare Zusammensetzung der Thiere und Pflanzen und im besondern auch in die feinere Structur der Geschlechtsproducte, der Eizellen und der Samenfäden.

Was die Eizellen anbetrifft, so begann eine Reihe wichtiger Arbeiten mit der Untersuchung Purkinje's 1825 über das Hühnerei, in welcher das Keimbläschen zum ersten Male beschrieben wurde. Ihr folgte alsbald 1827 die berühmte Entdeckung des immer vergebens gesuchten Eies der Säugethiere durch C. E. v. Baer. Umfassende und vergleichende Untersuchungen über den Bau des Eies im Thierreich lieferte 1836 R. Wagner, der hierbei zuerst auch im Keimbläschen den Keimfleck (macula germinativa) entdeckte.

Mit der Begründung der Zellentheorie trat naturgemäss auch die Frage in den Vordergrund, in wie weit das Ei seiner Structur nach als Zelle aufgefasst werden könne, eine Frage, die Jahrzehnte lang im verschiedensten Sinne beantwortet wurde und selbst jetzt noch von Zeit zu Zeit in veränderter Form immer wieder zur Discussion gestellt wird. Zwar erklärte sich schon Schwann, wenn auch mit einer gewissen Reserve, dahin,

1) Eine lesenswerthe geschichtliche Darstellung der Theorie der Evolution und der Theorie der Epigenese gibt: A. Kirchhoff in seiner interessanten Schrift: Caspar Friedrich Wolff. Sein Leben und seine Bedeutung für die Lehre von der organischen Entwicklung. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft Bd. IV. Leipzig 1868. p. 193
W. His. Die Theorieen der geschlechtlichen Zeugung. Archiv für Anthropologie Bd. IV u. V. 220
1870, 1872
IV, p. 197-220; 317-332; V. p. 69-111

dass das Ei eine Zelle und das Keimbläschen ihr Kern sei; andere Zeitgenossen (Bischoff etc.) aber liessen das Keimbläschen eine Zelle selbst sein und den Dotter eine Umhüllungsmasse derselben bilden. Eine Uebereinstimmung der Anschauungen wurde hier erst herbeigeführt, als in der Histologie der Begriff „Zelle“ überhaupt eine schärfere Fassung namentlich durch richtigere Erkenntniss des Zellenbildungsprocesses durch die Arbeiten von Nägeli, Kölliker, Remak und Leydig erhielt.

Eine besondere Schwierigkeit verursachte die Beurtheilung der Eier mit gesondertem Bildungs- und Nahrungsdotter und mit partieller Furchung. Zwei Ansichten haben sich hier lange Zeit einander gegenüber gestanden. Nach der einen Ansicht sind die Eier mit polständigem Nahrungsdotter zusammengesetzte Bildungen, die nicht als einfache Zellen bezeichnet werden können. Nur der Bildungsdotter mit dem Keimbläschen ist dem Ei der Säugethiere zu vergleichen, der Nahrungsdotter dagegen ist etwas der Eizelle von aussen neu aufgelagertes, eine Production des Follikelepithels. Die Kügelchen des weissen Dotters werden für ein- und vielkernige Dotterzellen erklärt. Bildungs- und Nahrungsdotter zusammen werden dem ganzen Inhalt des Graaff'schen Bläschens der Säugethiere verglichen. In der Art äussern sich mit geringen Modificationen im Einzelnen H. Meckel, Allen Thomson, Ecker, Stricker, His u. A.

Nach der entgegengesetzten Ansicht von Leuckart, Kölliker, Gegenbaur, Haeckel, v. Beneden, Balfour etc. ist das Ei der Vögel ebenso gut eine einfache Zelle wie das Ei der Säugethiere und der Vergleich mit einem Graaff'schen Bläschen zurückzuweisen. Der Dotter enthält niemals Zellen eingeschlossen, sondern nur Nahrungsbestandtheile. Wie Kölliker besonders gegen His gezeigt hat, schliessen die weissen Dotterkügelchen keine mit echten Zellenkernen vergleichbaren Bildungen ein und können daher auch nicht für Zellen erklärt werden. „Die Eier der Wirbelthiere mit partieller Furchung sind somit“, wie schon 1861 Gegenbaur scharf formulirt hat, „keine wesentlich zusammengesetzteren Gebilde als die der übrigen Wirbelthiere; sie sind nichts anderes als zu besonderen Zwecken eigenthümlich umgewandelte kolossale Zellen, die aber nie diesen ihren Charakter aufgeben“. — An dieser Auffassung wird nichts geändert, auch wenn es sich herausstellen sollte, dass der Dotter von dem Follikelepithel mit gebildet und etwa als Secret von ihm ausgeschieden werden sollte. In diesem Fall hätten wir es nur mit einer besonderen Ernährungsvorrichtung des Eies zu thun, dessen Zellennatur dadurch nicht in Frage gestellt werden kann.

Im Dotter sind verschiedene Bestandtheile mit besonderen Namen belegt worden. Reichert unterschied zuerst an dem Vogelei die feinkörnige Masse, welche das Keimbläschen einschliesst und die Keimscheibe herstellt, als Bildungsdotter, weil sie allein am Furchungsprocess theilnimmt und den Embryo liefert, die andere Hauptmasse des Eies nannte er Nahrungsdotter, da sie nicht in Zellen zerfällt und später in einem Dottersack eingeschlossen als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. His hat später dafür die Bezeichnung Haupt- und Nebenkeim eingeführt.

Während die Nomenclatur von Reichert und His nur für die Eier mit polständigem Nahrungsdotter passt, hat v. Beneden (1870) von allgemeineren Gesichtspunkten aus eine Eintheilung der Eisubstanzen vorgenommen. Er unterscheidet zwischen der protoplasmatischen Grundsubstanz des Eies, in welcher sich, wie überhaupt in jeder Zelle, die Lebensprocesse abspielen, und zwischen den Reserve- und Nährstoffen, die in Form von Körnern, Plättchen und Kugeln in das Protoplasma abgelagert sind, und

bezeichnet dieselben als Deutoplasma. Jedes Ei besitzt beide Bestandtheile, nur in verschiedenen Mengeverhältnissen, in anderer Form und Vertheilung. Das letztere Verhältniss hat Balfour zu einem Eintheilungsprincip gewählt und hiernach die 3 Gruppen der alecithalen, telolecithalen und centrolecithalen Eier aufgestellt, wofür ich die Bezeichnung Eier mit wenigem und gleichmässig vertheiltem Dotter, Eier mit polständigem und Eier mit mittelständigem Nahrungsdotter gewählt habe.

In der neuern Zeit hat sich die Untersuchung der feineren Structur des Keimbläschens zugewandt, in welchem Kleinenberg noch ein besonderes protoplasmatisches Kerngerüst oder Kernnetz, das seitdem als beständige Bildung durch zahlreiche Untersuchungen nachgewiesen ist, zuerst beobachtet hat. Am Keimfleck unterschied ich zwei chemisch und morphologisch unterschiedene Substanzen als Nuclein und Paranuclein, über deren Bedeutung und Rolle in der Eientwickelung die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind.

Die Geschichte der Samenfäden beginnt mit dem Jahre 1677. Ein Student Hamm in Leyden sah bei mikroskopischer Untersuchung des Samens die sich lebhaft bewegenden Gebilde und theilte seine Beobachtung seinem auf dem Gebiete der Mikroskopie berühmten Lehrer Leeuwenhoeck mit, der genauere Untersuchungen anstellte und sie in mehreren allgemeines Aufsehen erregenden Aufsätzen veröffentlichte. Das Aufsehen war ein um so grösseres, als Leeuwenhoeck die Samenfäden für die praeexistirenden Keime der Thiere erklärte, sie bei der Befruchtung in die Eizelle eindringen und in ihr heranwachsen liess. So entstand die Schule der Animalculisten.

Nach Beseitigung der Praeformationstheorie glaubte man den Samenfäden keine Bedeutung für die Befruchtung beimessen zu sollen, indem man die Flüssigkeit befruchten liess. Noch in den ersten 4 Jahrzehnten dieses Jahrhunderts hielt man fast allgemein die Samenfäden für selbständige parasitische Geschöpfe (Spermatozoa), den Infusorien vergleichbar. Noch in Joh. Müller's Physiologie heisst es: „Ob die Samenthierchen parasitische Thiere oder belebte Urtheilchen des Thieres, in welchem sie vorkommen, sind, lässt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten".

Die Entscheidung wurde herbeigeführt durch vergleichende histologische Untersuchungen des Samens im Thierreich und durch das physiologische Experiment.

In zwei Aufsätzen: (Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere, sowie „Bildung der Samenfäden in Bläschen") zeigte Kölliker, dass bei manchen Thieren, wie z. B. bei den Polypen, der Samen nur aus Fäden besteht, während die Flüssigkeit ganz fehlt, dass ferner die Fäden sich in Zellen entwickeln und daher thierische Elementartheile selbst sind. Gleiches fand Reichert für die Nematoden. Durch das physiologische Experiment aber erkannte man, dass Samenflüssigkeit mit unreifen, bewegungslosen Fäden und ebenso filtrirter reifer Samen nicht befruchte. Dies wurde für die Anschauung bestimmend, dass die Samenfäden die bei der Befruchtung wirksamen Theile sind und dass die bei den höheren Thieren unter complicirten Geschlechtsverhältnissen hinzutretenden Flüssigkeiten nur als „Menstruum der Samenkörperchen von untergeordneter physiologischer Bedeutung angesehen werden dürfen".

Seitdem haben unsere Kenntnisse 1) über den feineren Bau und 2) über die Entwicklung der Samenfäden noch weitere Fortschritte gemacht. Was den ersten Punkt betrifft, so lernte man namentlich durch Arbeiten von

La Valette und Schweiger-Seidel Kopf, Mittelstück und Schwanz unterscheiden und ihre verschiedenen chemischen und physicalischen Eigenschaften kennen. Die von Kölliker geäusserte Anschauung, dass für gewöhnlich die Samenfäden die umgewandelten und in die Länge gewachsenen Kerne der Samenzellen seien, erlitt Modifikationen. Nach den Untersuchungen von La Valette entsteht nur der Kopf des Samenfadens aus dem Kern, der Schwanz dagegen aus dem Protoplasma der Spermatocyte. Endlich führte Flemming neuerdings den überzeugenden Nachweis, dass es nur das Chromatin des Kernes ist, welches sich zum Samenfadenkopf umbildet. Eine interessante und genaue Beschreibung von der Entwicklung der eigenartig gestalteten Samenfäden der Nematoden haben v. Beneden und Julin sowie Nussbaum gegeben.

Zusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse des Capitels fassen wir kurz dahin zusammen:

1. Weibliche und männliche Geschlechtsproducte sind einfache Zellen.

2. Die Samenfäden sind Geisselzellen vergleichbar und entstehen durch Umbildung einer einfachen Zelle. Sie setzen sich meist aus drei Abschnitten zusammen, aus dem Kopf, dem Mittelstück und dem contractilen Faden. Der Kopf und wahrscheinlich auch das Mittelstück entwickeln sich aus den Kernsubstanzen der Spermatocyte, der Faden ist umgewandeltes Protoplasma.

3. Die Eizelle besteht aus Eiplasma und eingelagerten Dottertheilen, die Reservestoffe sind (Deutoplasma). Je nach dem Gehalt an Dottertheilen und je nach ihrer Vertheilung im Eiplasma zerfallen die Eier in zwei Gruppen:

A. in Eier mit wenigem und gleichmässig im Eiplasma vertheiltem Deutoplasma (Alecithale).

B. in Eier mit ungleichmässig vertheiltem Deutoplasma. Ist die Sonderung des Eies in einen protoplasmareicheren und in einen deutoplasmareicheren Abschnitt in höherem Grade erfolgt, so vollziehen sich an dem ersteren allein die Entwicklungsprocesse, während der letztere sich im Ganzen passiv verhält. Insofern unterscheidet man jezt im Eiinhalt einen Bildungsdotter und einen Nahrungsdotter.

4. Die Eier mit ungleichmässig vertheiltem Deutoplasma sondert man in zwei Untergruppen:

A. in Eier mit polständigem Nahrungsdotter (telolecithal), mit animalem und vegetativem Pole, mit Entwicklung einer Keimscheibe.

B. in Eier mit mittelständigem Nahrungsdotter (centrolecithal) mit Entwicklung einer Keimhaut.

5. Die Classification der thierischen Eier veranschaulicht folgendes Schema.

I. Einfache Eier.

A. mit wenigem und gleichmässig im Eiplasma vertheiltem Deutoplasma.

B. mit reichlichem und ungleichmässig im Eiplasma vertheiltem Deutoplasma.
a) mit polständigem Nahrungsdotter.
b) mit mittelständigem Nahrungsdotter.

II. Zusammengesetzte Eier.

Literatur.

C. E. v. Baer. *De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae* 1827,

Ed. v. Beneden. *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. — Mém. cour. de l'acad. roy. des sciences de Belgique. Vol. XXXIV.* 1870.

Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies.* 1842.

Flemming. *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig* 1882.

K. Frommann. *Das Ei. Realencyclopädie der gesammten Heilkunde. II. Auflage.*

C. Gegenbaur. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung. Archiv f. Anatomie und Physiologie.* 1861.

Guldberg. *Christiania. Beitrag zur Kenntniss der Eierstockeier bei Echidna. Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft* 1885.

Hensen. *Die Physiologie der Zeugung. Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. VI.*

Oscar Hertwig *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrbüch. Bd. I. III. IV.*

W. His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. I Die Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig.* 1868.

Kleinenberg. *Hydra. Leipzig* 1872.

R. Leuckart. *Artikel Zeugung in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Vol. IV.* 1853.

Hubert Ludwig. *Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg* 1874.

Purkinje. *Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Lipsiae* 1825.

Schwann. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen.* 1839.

Allen Thomson. *Artikel Ovum in Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. X.* 1859.

R. Wagner. *Prodromus hist. generationis. Lipsiae* 1836.

W. Waldeyer. *Eierstock und Ei. Leipzig.* 1870.

W. Waldeyer. *Eierstock u. Nebeneierstock. Stricker's Handbuch der Lehre v. den Geweben.* 1871.

B. Benecke. *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen. Zoologischer Anzeiger* 1879. *S.* 304.

Ed. v. Beneden *u.* **Charles Julin.** *La spermatogénèse chez l'ascaride mégalocéphale. Bulletins de l'Académie royale du Belgiqus. Bruxelles* 1884.

Eimer. *Ueber die Fortpflanzung der Fledermäuse. Zoologischer Anzeiger* 1879 *S.* 425.

Engelmann. *Ueber die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft IV,*

W. Flemming. *Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. II. Theil. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XVIII,* 1880.

Oscar Hertwig *u.* **Richard Hertwig.** *Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien.* 1887.

Kölliker. *Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. VII.* 1856.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere etc. (*Berlin* 1841.)

Derselbe. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. VIII.

M. Nussbaum. *Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII.* 1884.

Reichert. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden Müllers Archiv.* 1847.

Schweiger-Seidel. *Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. I.*

La Valette St. George. *Artikel Hoden. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben.*

Derselbe. Spermatologische Beiträge im Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 25, 27, 28.

Waldeyer. *Bau und Entwicklung der Samenfäden. Anatomischer Anzeiger. Jena* 1887. *S.* 345. (*Ausführliches Verzeichniss der Literatur über Samenfäden*)

ZWEITES CAPITEL.

Die Reifeerscheinungen des Eies und der Befruchtungsprocess.

1. Die Reifeerscheinungen.

Eier, wie sie im vorausgegangenen Capitel beschrieben wurden, sind noch nicht entwicklungsfähig, auch wenn sie die normale Grösse erlangt haben. Bei Zusatz reifen Samens bleiben sie unbefruchtet. Sie sind mit einem Worte noch unreif. Um befruchtet werden zu können, müssen sie zuvor eine Reihe von Veränderungen durchmachen, welche ich als die Reifeerscheinungen zusammenfassen will.

Die Reifeerscheinungen beginnen mit Veränderungen des Keimbläschens, die am genauesten bei kleinen durchsichtigen Eiern wirbelloser Thiere wie der Echinodermen verfolgt worden sind. Das Keimbläschen rückt aus der Mitte des Eies — zur Grundlage der Beschreibung mag uns das Ei eines Echinodermen dienen — allmählich nach der Oberfläche empor, schrumpft ein wenig ein (Fig. 11 *A*), indem Flüssigkeit in den umgebenden Dotter austritt, seine Kernmembran schwindet, der Keimfleck wird undeutlich und scheint sich schliesslich aufzulösen. (Fig. 11 *B kf*). Während dieser Rückbildung des Keimbläschens bildet sich, wie allein bei geeigneter Behandlung mit Reagentien

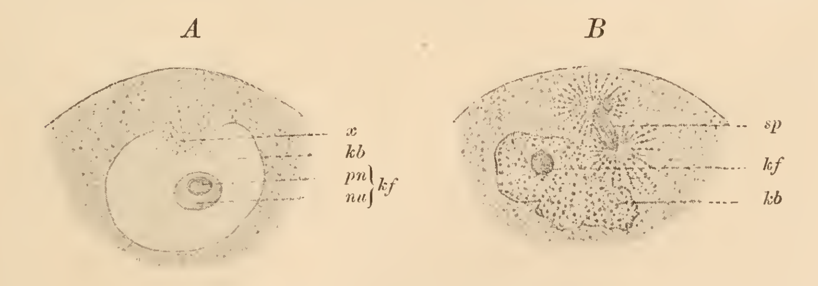


Fig. 11. Ausschnitte aus Eiern von Asterias glacialis.

Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens. In Figur *A* beginnt dasselbe zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich, aber in 2 Substanzen, Nuclein (*nu*) und Paranuclein (*pn*), gesondert.

In Figur *B* ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in kleinen Resten vorhanden. In der Gegend des Protoplasmahöckers der Figur *A* ist eine Kernspindel *sp* in Ausbildung begriffen.

wahrgenommen werden kann, aus Theilen des sich auflösenden Keimflecks oder aus einem Theil der Kernsubstanz des Keimbläschens eine Kernspindel (Fig. 11 *B sp.*) aus, also jene Form des Kerns, welche man im Thier- und Pflanzenreich im Vorbereitungsstadium zur Zelltheilung antrifft.

Die Kernspindel, deren genauere Structur erst später bei Besprechung des Furchungsprocesses dargestellt werden soll, verfolgt den vom Keimbläschen bereits eingeschlagenen Weg noch weiter, bis sie mit ihrer Spitze an die Oberfläche des Dotters anstösst, wo sie sich mit ihrer Längsachse in die Richtung eines Eiradius stellt (Fig. 12. *I. sp.*). Bald kommt es hier zu einem ächten Zelltheilungsprocess, der nur dadurch

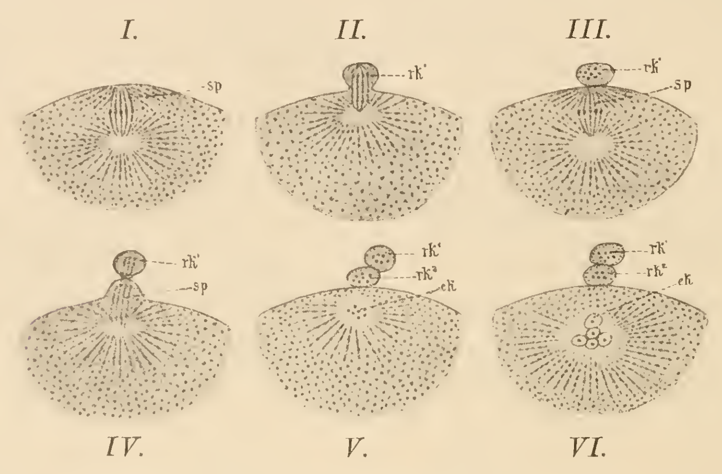


Fig. 12. Bildung der Polzellen bei Asterias glacialis.
In Fig. *I* ist die Polspindel *sp* an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. *II* hat sich ein kleiner Hügel (*rk'*) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. *III* ist der Hügel zu einer Polzelle (*rk'*) abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel (*sp*) entstanden. In Fig. *IV* wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. *V* zur zweiten Polzelle (rk^2) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. *VI*.

vom gewöhnlichen Vorgang unterschieden ist, dass die beiden Theilungsproducte von sehr ungleicher Grösse sind. Genauer gesagt, haben wir es also mit einer Zellknospung zu thun. An der Stelle, wo die Kernspindel mit ihrer einen Spitze anstösst, wölbt sich der Dotter zu einem kleinen Hügel empor, in welchen die Spindel selbst zur Hälfte hineinrückt (Fig. 12 *II*). Der Hügel schnürt sich darauf an seiner Basis ein und löst sich mit der Hälfte der Spindel, aus welcher sich später wieder ein bläschenförmiger Kern hervorbildet, vom Dotter als eine sehr kleine Zelle ab (Fig. 12 *III rk'*). Hierauf wiederholt sich genau derselbe Vorgang noch einmal, nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel wieder zu einer ganzen Spindel ergänzt hat (Fig. 12. *IV*).

Es liegen nun dicht bei einander zwei kleine Kügelchen, die **Richtungskörper oder Polzellen**, der Oberfläche des Dotters auf (Fig. 12 *V rk'*, rk^2), und sind hier oft noch zu einer Zeit, wo das Ei bereits in einen Haufen kleiner Zellen zerfallen ist, unverändert nachzuweisen. Im Ei selbst aber entwickelt sich an der Austrittsstelle der

zweiten Polzelle aus der Hälfte der Spindel (*V* u. *VI ck.*), die nach Beendigung des zweiten Knospungsprocesses in der Dotterrinde zurückgeblieben ist, ein neuer kleiner bläschenförmiger Kern, der aus einer homogenen ziemlich flüssigen Substanz ohne deutlich gesonderte Kernkörperchen besteht und etwa einen Durchmesser von 13 μ erreicht. Von seiner Bildungsstelle aus wandert er allmählich in der Regel wieder mehr nach der Mitte des Eies zurück.

Der Kern des reifen Eies (Fig. 13 *ek*) ist von mir als **Eikern**, von v. BENEDEN als Pronucleus femelle oder weiblicher Vorkern bezeichnet worden. Derselbe ist, nachdem man jetzt mit den Kernveränderungen bekannt geworden ist, mit dem Keimbläschen des unreifen Eies gar nicht zu verwechseln. Man vergleiche die bei derselben Vergrösserung gezeichneten Figuren, das unreife (Fig. 14) und das reife Ei (Fig. 13) eines Echinodermen. Das Keimbläschen ist von

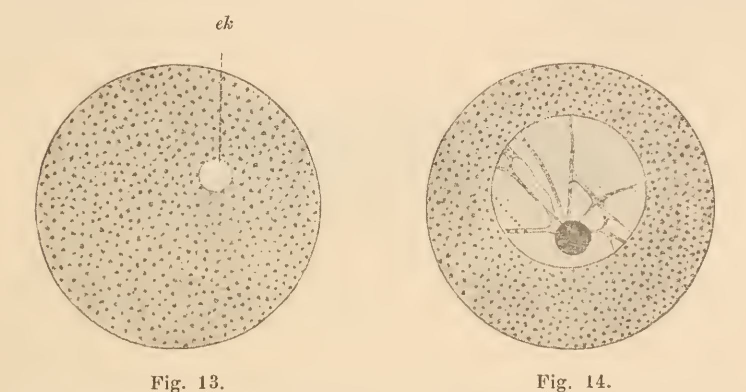


Fig. 13. Fig. 14.

Fig. 13. Reifes Ei eines Echinodermen. Dasselbe schliesst im Dotter den sehr kleinen homogenen Eikern (*ek*) ein.

Fig. 14. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinodermen.

sehr ansehnlicher Grösse, der Eikern verschwindend klein; an jenem unterscheidet man eine deutlich entwickelte Kernmembran, ein Kernnetz und Keimflecke, dieser ist nahezu homogen, ohne Keimflecke und gegen das Protoplasma durch keine feste Membran abgegrenzt. Aehnliche Unterschiede kehren überall in der Beschaffenheit des Keimbläschens und des Eikerns wieder.

Die Bildung von Polzellen und die hiermit zusammenhängende Umwandlung des Keimbläschens in einen so ausserordentlich viel kleineren Eikern ist eine im Thierreich sehr weit verbreitete, wie es scheint, sogar allgemeine Erscheinung. So ist sie überall bei Coelenteraten und Echinodermen, bei Würmern und bei Mollusken beobachtet worden. Bei der Eireife der Arthropoden schienen nach den älteren Beobachtungen Polzellen niemals vorzukommen, sind aber in der Neuzeit bei zahlreichen Arten von mehreren Seiten, besonders von WEISMANN und BLOCHMANN aufgefunden worden. Im Stamm der Wirbelthiere treffen wir Polzellen stets bei den Cyclostomen und den Säugethieren an, während sie bei Fischen und Amphibien in einigen Fällen, bei Reptilien und Vögeln überhaupt noch nicht haben nachgewiesen werden können. Ihre Entstehung geht entweder einige Zeit der Befruchtung voran oder vollzieht sich erst während derselben.

Bei den Säugethieren (Kaninchen) ist der Vorgang durch van Beneden am genauesten untersucht worden. Mehrere Wochen vor dem Platzen des Graaff'schen Bläschens rückt das Keimbläschen an die Oberfläche des Eies empor; einige Tage vor demselben Termin verschwindet es hier und bilden sich an derselben Stelle, wo es geschwunden ist, der Eikern und zwei unter der Zona pellucida gelegene Polzellen aus. Das aus dem Ovarium ausgetretene Ei zeigt stets Eikern und Polzellen.

Auch bei den Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln, deren Eier von bedeutender Grösse und nur mit wenigen Ausnahmen undurchsichtig sind, erfährt das durch seine zahlreichen Nucleoli ausgezeichnete Keimbläschen eine rückschreitende Metamorphose. Stets steigt es, wie von Oellacher bei den Knochenfischen, von mir bei den Amphibien Schritt für Schritt verfolgt worden ist, aus der Mitte des Dotters nach der Oberfläche, und zwar ausnahmslos zum animalen Pol desselben empor, beim Frosch (Fig. 15 *kb*) schon viele Wochen vor dem Eintritt der Reife.

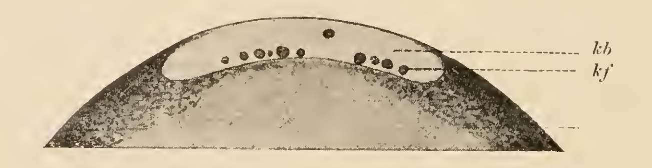


Fig. 15. In Reife begriffenes Froschei.
Das Keimbläschen *kb* mit zahlreichen Keimflecken (*kf*) liegt ganz an der Oberfläche des animalen Poles als plattgedrückter linsenförmiger Körper.

Hier plattet es sich unmittelbar unter der Dotterhaut unter Schrumpfungserscheinungen zu einem flachen scheibenförmigen Körper ab. Weitere Veränderungen, die im Einzelnen sehr mühsam zu verfolgen sind, spielen sich in verhältnissmässig kurzer Zeit und zwar bei den Amphibien dann ab, wenn sich die Eier aus dem Ovarium loslösen. Denn untersucht man solche, die in die Bauchhöhle schon entleert oder in die Eileiter eingetreten sind, so findet man regelmässig das Keimbläschen mit seinen Keimflecken geschwunden. Dass hierbei zwei Richtungskörper und ein Eikern aus einem Theil der chromatischen Substanz des Keimbläschens gebildet werden, haben die schönen Untersuchungen von Hoffmann für einige Arten der Knochenfische, von O. Schultze für mehrere Amphibien (Siredon, Triton) ergeben.

Eine sehr interessante Thatsache, deren weitere Verfolgung vielleicht noch einiges Licht über die Reife- und Befruchtungserscheinungen verbreiten wird, haben Weismann und Blochmann bei den Arthropoden entdeckt. Bei Eiern nämlich, welche sich parthenogenetisch weiter entwickeln (Sommereiern von Polyphemus, Bythotrephes, Moina, Leptodora, Daphnia sowie von Aphiden) wird stets nur eine einzige Polzelle ausgestossen, während bei Eiern, die zur Weiterentwicklung noch der Befruchtung bedürfen, sich immer zwei bilden.

Wenn die Untersuchungen über die Reifeerscheinungen des thierischen Eies auch noch zahlreiche Lücken darbieten, so kann zur Zeit wenigstens so viel als feststehende Regel betrachtet werden, dass Eier mit Keimbläschen niemals befruchtungsfähig sind, dass das Keimbläschen ausnahmslos aufgelöst wird

und dass wahrscheinlich aus Bestandtheilen desselben (im Einzelnen sind viele Vorgänge noch genauer zu untersuchen) ein sehr kleiner Eikern gebildet wird. Während der Umwandlung entstehen Polzellen wohl ausnahmslos.

Mit den Reifeerscheinungen lässt sich die polare Differenzirung, die im ersten Capitel bei vielen dotterreichen Eiern nachgewiesen wurde, in einen ursächlichen Zusammenhang bringen. Ohne Ausnahme wird derjenige Theil der Eikugel, zu welchem das Keimbläschen emporsteigt und wo später eventuell die Polzellen gebildet werden, der animale Pol. Dass sich hier Protoplasma in grösserer Menge ansammelt, ist zum Theil darauf zurückzuführen, dass es mit dem Kern, der ja meist ein Attractionscentrum für das Protoplasma abgibt, an die Oberfläche des Eies gelangt.

Der Einblick in die Reifeerscheinungen des Eies, wie sie auf den vorausgegangenen Seiten im Zusammenhang dargestellt worden sind, ist erst auf vielen Umwegen und nach Beseitigung vieler Missverständnisse gewonnen worden. Schon im Jahre 1825 fand Purkinje, der Entdecker des Keimbläschens im Hühnerei, dass dieses in Eiern, die dem Oviduct entnommen wurden, verschwunden sei, und schloss daraus, dass es durch die Contractionen des Eileiters zersprengt und sein Inhalt (eine lympha generatrix) mit dem Keim vermischt werde. Daher der Name vesicula germinativa. Aehnliches wurde an diesen und anderen Objecten durch C. E. v. Baer, Oellacher, Goette, Kleinenberg, Kowalevsky, Reichert etc. beobachtet. Auf der andern Seite aber waren für viele Eier auch wieder die bestimmten Angaben gemacht worden, dass das Keimbläschen nicht schwinden, sondern erhalten bleiben und bei der Furchung sich direkt in die Tochterkerne theilen sollte, so von Joh. Müller für Entoconcha mirabilis, von Leydig, Gegenbaur, van Beneden für Räderthiere, Medusen etc.

Es standen sich daher in früheren Decennien zwei Parteien gegenüber: die eine behauptete Fortbestand des Keimbläschens und Theilung desselben beim Furchungsprocess; die andere liess die Eizelle in ihrer Entwicklung einen kernlosen Zustand durchlaufen und erst in Folge der Befruchtung wieder einen Kern erhalten.

Die strittigen Punkte wurden durch Untersuchungen, die Bütschli und ich gleichzeitig unternommen hatten, einer Klärung entgegengeführt.

Ich zeigte in meinem ersten Beitrag zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, dass man in allen älteren Schriften nicht zwischen dem Kern des unreifen, des reifen und des befruchteten Eies unterschieden, sondern die Kerne vielfach verwechselt und für identisch gehalten habe, und stellte zuerst die Unterschiede zwischen Keimbläschen, Eikern und Furchungskern fest, welche letztere Benennungen von mir eingeführt wurden. Ferner zeigte ich, dass der Schwund des Keimbläschens und die Entstehung des Eikerns der Befruchtung vorausgehen, und unterschied so die allgemein verwechselten und zusammengeworfenen Reife- und Befruchtungserscheinungen der Eizelle. Auch suchte ich wahrscheinlich zu machen, dass der Eikern vom Keimbläschen und zwar von einem Nucleolus desselben abstamme, und vertheidigte die These, dass das Ei bei seiner Reife keinen kernlosen Zustand durchlaufe. Hierbei verfiel ich in einen Irrthum, ich übersah, wie alle früheren Forscher, den Zusammenhang zwischen der Bildung der Richtungskörper und dem Schwund des Keimbläschens, einen Vorgang, der bei meinem Unter-

suchungsobjekt schwieriger festzustellen war, weil er bereits im Eierstock abläuft.

In dieser Beziehung traten die vortrefflichen Untersuchungen von Bütschli ergänzend ein, der die Veränderungen des Keimbläschens mit der Bildung der Polzellen in Zusammenhang brachte. Diese waren schon im Jahre 1848 durch Fr. Müller und Lovén entdeckt und von ersterem Richtungsbläschen genannt worden, weil sie stets an der Stelle liegen, wo später die erste Theilfurche erscheint. Auch war ihre weite Verbreitung im Thierreiche durch viele Forscher nachgewiesen worden; Bütschli jedoch lenkte zuerst die Aufmerksamkeit auf die eigenthümlichen im Dotter sich abspielenden Vorgänge, bei deren Deutung er freilich in mehrfacher Hinsicht Irrthümer beging. Er liess sich das ganze Keimbläschen in einen spindelförmigen Kern umwandeln, diesen an die Oberfläche rücken und, indem er in seiner Mitte eingeschnürt wird, in der Gestalt zweier Richtungskörper durch Contractionen des Dotters nach aussen hervorgestossen werden. Durch diesen Vorgang sollte das Ei kernlos werden und erst in Folge der Befruchtung wieder einen neuen Kern gewinnen.

In 2 weiteren Abhandlungen zur Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies modificirte ich die Bütschli'sche Lehre und brachte sie mit meinen vorausgegangenen Untersuchungen in Einklang, indem ich zeigte, dass das Keimbläschen sich nicht als solches direct in die Kernspindel umwandelt, sondern sich theilweise auflöst, dass die Spindel in einer schwieriger zu untersuchenden Weise aus der Kernsubstanz ihren Ursprung nimmt, dass die Polzellen sich nicht durch Ausstossung der Spindel, sondern durch einen ächten Theilungs- oder Knospungsprocess bilden, dass in Folge dessen auch nach der Abschnürung der zweiten Polzelle das Ei nicht kernlos wird, sondern dass von der im Dotter zurückbleibenden Hälfte der sich theilenden Polspindel der Eikern hervorgeht, welcher mithin in letzter Instanz von Bestandtheilen des Keimbläschens der unreifen Eizelle abstammt.

Bald darauf deutete auch Bütschli die Entwicklung der Richtungskörper als Zellknospung, desgleichen Giard und Fol, welcher eine sehr umfassende und gründliche Untersuchung über die Reifeerscheinungen des thierischen Eies geliefert hat. Neuerdings hat sich v. Beneden gegen die Deutung des Processes als Zellknospung gewandt, gestützt auf Untersuchungen an Nematoden; doch können ihm hierin Boveri und O. Zacharias nicht beipflichten, welche eine vollständige Uebereinstimmung zwischen der Entwicklung der Richtungskörper und einem Zelltheilungsprocess auch für die Nematoden nachweisen.

Wenn auf morphologischem Gebiet das ursprüngliche Dunkel, in welches die Reifeerscheinungen des Eies eingehüllt waren, im Ganzen aufgehellt worden ist, so ist dies nicht so der Fall, wenn wir nach ihrer physiologischen Bedeutung fragen. Dass das Keimbläschen in einzelnen Bestandtheilen eine regressive Metamorphose erfährt, ist leicht verständlich, da eine derbe Kernmembran und eine reichliche Ansammlung von Kernsaft einem Zusammenwirken von Protoplasma und activer Kernsubstanz bei den Theilungsvorgängen nicht förderlich sein kann. Ihre Auflösung ist gleichsam die Vorbedingung für eine erneute Thätigkeit des Kerninhalts. Aber welche Rolle soll man den Polzellen zuertheilen?

Mehrere Hypothesen sind hierüber aufgestellt worden:

Balfour, Sedgwick, Minot, van Beneden und Andere sind der Ansicht, dass das unreife Ei, wie jede andere Zelle, ursprünglich hermaphrodit sei und sich durch die Entwicklung der Polzellen gleichsam der männlichen

Bestandtheile seines Kerns entledige, welche darauf durch die Befruchtung wieder ersetzt würden. Balfour meint, dass, wenn keine Polzellen gebildet würden, normaler Weise Parthenogenese eintreten müsste.

In ähnlicher Weise sucht Weismann die Polzellen zu deuten, theilt aber, gestützt auf seine Entdeckung bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern (S. 28) der ersten und der zweiten Polzelle eine verschiedene physiologische Function zu. Im Keimbläschen unterscheidet er zwei verschiedene Arten von Plasma, die er als ovogenes und Keimplasma bezeichnet. Durch die Bildung der ersten Polzelle lässt er nun das ovogene Plasma aus der Eizelle entfernt werden, durch die zweite Polzelle die Hälfte des Keimplasma. Im letzteren Falle muss das ausgestossene Keimplasma durch die Befruchtung ersetzt werden.

Mir scheinen diese Hypothesen bei näherer Prüfung manche Angriffspuncte zu bieten. Mehr sagt mir eine Deutung Bütschli's zu, der das Ei, wie schon vielfach geschehen, einer Samenmutterzelle vergleicht. Wie diese vielen Samenfäden den Ursprung gibt, so soll auch das Ei einst die Fähigkeit besessen haben, sich in viele Eizellen zu theilen. In der Bildung der Polzellen, die gleichsam rudimentär gewordene Eier sind, hat sich noch ein Anklang an diese ursprünglichen Verhältnisse erhalten. Auch Boveri betrachtet die Polzellen als Abortiveier. In dieser Weise habe ich gleichfalls die Verhältnisse immer aufgefasst.

2. Der Befruchtungsprocess.

Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle bezeichnet man als den Befruchtungsvorgang. Derselbe ist, je nach der Wahl der Versuchsthiere, bald sehr schwer, bald ziemlich leicht zu beobachten. Auf grosse Schwierigkeiten stösst die Untersuchung überall da, wo die reifen Eier nicht nach aussen abgelegt werden, sondern einen Theil, wenn nicht ihre ganze Entwicklung innerhalb der Ausführwege des mütterlichen Organismus durchlaufen. In solchen Fällen muss selbstverständlicher Weise auch die Befruchtung in den Ausführwegen des weiblichen Geschlechtsapparates vor sich gehen, in welche der Same durch den Act der Begattung eingeführt wird.

Eine innere Befruchtung findet bei fast allen Wirbelthieren mit Ausnahme der meisten Fische und vieler Amphibien statt. Es treffen in der Regel Ei und Samenfäden bei dem Menschen und den Säugethieren im Anfangstheil der Eileiter zusammen, desgleichen bei den Vögeln im ersten der vier oben unterschiedenen Abschnitte (S. 14) zu einer Zeit, wo sich der Dotter noch nicht mit der Eiweisshülle und der Kalkschale umgeben hat.

Der inneren steht die äussere Befruchtung gegenüber, welche die einfachere und ursprünglichere ist und noch bei vielen im Wasser lebenden wirbellosen Thieren sowie gewöhnlich bei Fischen und Amphibien vorkommt. Hier werden die beiderlei, meist in grosser Menge erzeugten Geschlechtsproducte, indem Weibchen und Männchen sich nahe bei einander aufhalten, direct in das Wasser entleert, woselbst die Befruchtung ausserhalb des mütterlichen Organismus stattfindet. Der ganze Vorgang ist daher der Beobachtung viel mehr zugänglich. Der Experimentator hat es hier in seiner Hand, die Befruchtung künstlich auszuführen und so genau den Zeitpunkt zu bestimmen, in welchem Ei und Samenfäden zusammentreffen sollen. Er braucht nur von einem Weibchen reife Eier in einem Uhrschälchen mit Wasser zu sammeln,

desgleichen in einem zweiten Uhrschälchen reifen Samen von einem Männchen und dann in geeigneter Weise beide zu mischen. In dieser Weise wird die künstliche Befruchtung in der Fischzucht vielfach practisch geübt. Zum Zweck wissenschaftlicher Untersuchung ist die Auswahl der besonderen Thierart von grosser Bedeutung. Es liegt auf der Hand, dass Thiere mit grossen undurchsichtigen Eiern sich nicht empfehlen, dagegen diejenigen Arten sehr geeignet sind, deren Eier so klein und durchsichtig sind, dass man sie unter dem Mikroskop mit den stärksten Vergrösserungen beobachten und jedes Fleckchen dabei durchmustern kann. Solche ganz vorzüglichen Untersuchungsobjecte bieten uns viele im Meerwasser lebenden Echinodermenarten. An ihnen hat man in Folge dessen auch zuerst einen genaueren Einblick in die Befruchtungsvorgänge gewonnen. Sie mögen uns daher auch im Folgenden zur Grundlage unserer Darstellung dienen.

Wenn man aus dem Eierstock reife Eier mit Eikern in ein Uhrschälchen mit Meerwasser entleert und eine geringe Menge von Samenflüssigkeit hinzufügt, so erhält man ein sehr gleichmässiges Resultat, indem von vielen Hunderten oder Tausenden von Eiern ein jedes binnen 5 Minuten in normaler und bei starker Vergrösserung genau zu verfolgender Weise befruchtet wird (Fig. 16).

Obwohl an die Gallerthülle eines Eies sich sehr zahlreiche, bei Anwendung starken Samens viele tausend Samenfäden ansetzen, so befruchtet von diesen doch nur ein einziges und zwar dasjenige, welches sich zuerst dem Ei durch die peitschenförmigen Bewegungen seines Fadens genähert hat. Wo dasselbe mit der Spitze seines Kopfes an die Eioberfläche anstösst, erhebt sich daselbst sofort die helle oberflächlich ausgebreitete Protoplasmaschicht zu einem kleinen, oft in eine feine Spitze verlängerten Höcker, zu dem sogenannten Empfängnisshügel, an welchem sich der Samenfaden unter pendelnden Bewegungen seines Schwanzanhanges in das Ei einbohrt (Fig. 16 *A* und *B*). Gleich-

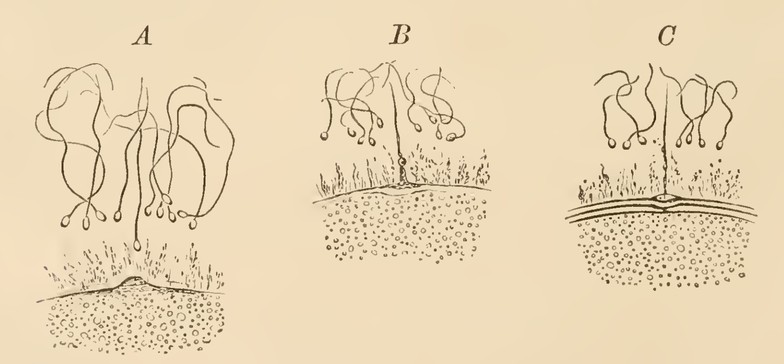


Fig. 16. *A. B. C.* Kleinere Abschnitte von Eiern von Asterias glacialis nach Fol. Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In *A* beginnt sich eine Vorragung gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In *B* sind Vorragung und Samenfaden zusammengetroffen. In *C* ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Oeffnung deutlich ausgebildet.

zeitig löst sich von der ganzen Oberfläche des Dotters vom Empfängnisshügel beginnend eine feine Membran (Fig. 16 *C*) ringsum ab und wird von ihr durch einen immer grösser werdenden Zwischenraum ge-

trennt. Der Zwischenraum entsteht wahrscheinlich dadurch, dass sich in Folge der Befruchtung das Eiplasma zusammenzieht und Flüssigkeit (wahrscheinlich den nach der Neubildung des Keimbläschens vertheilten Kernsaft) nach aussen presst. Ob die sich erhebende Dotterhaut schon vorher vorhanden oder erst im Moment der Befruchtung gebildet worden ist, mag dahingestellt bleiben. Für den Befruchtungsakt aber scheint sie die Bedeutung zu haben, dass, wenn sie vom Dotter getrennt ist, ein Eindringen anderer Samenfäden unmöglich gemacht ist. Jedenfalls gelangt jetzt von den andern in der Gallerthülle hin und her schwingenden Samenzellen keine einzige mehr in das befruchtete Ei hinein.

Der Eindringling erfährt hierauf eine Reihe weiterer Veränderungen. Der contractile Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Beobachtung, aus dem Kopf aber, der, wie schon oben bemerkt wurde, vom Kern der Samenmutterzelle abstammt und aus Nuclein besteht, entwickelt sich alsbald ein sehr kleines, dann etwas grösser werdendes, rundliches oder ovales Körperchen, der Samen- oder Spermakern (Fig. 17. *sk*), dieser rückt langsam in den Dotter tiefer hinein, wobei er auf das Protoplasma der Umgebung eine Wirkung ausübt. Denn dieses ordnet sich in radiären Bahnen um den Samenkern (*sk.*) an, so dass eine Strahlenfigur entsteht, welche anfänglich klein, später immer schärfer ausgeprägt und weiter ausgedehnt wird.

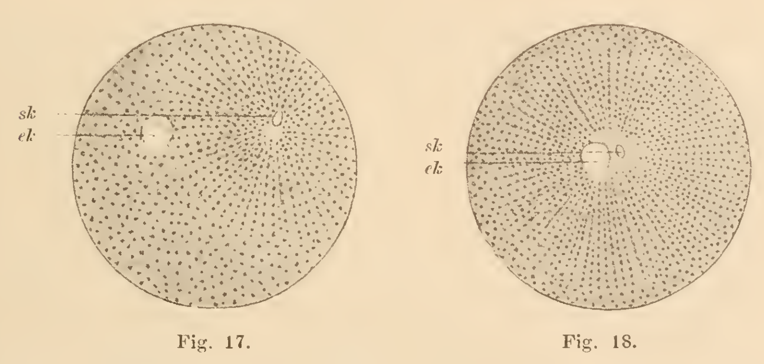


Fig. 17. Fig. 18.

Fig. 17. Befruchtetes Ei eines Seeigels.
Der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*ek*) entgegengerückt.

Fig. 18. Befruchtetes Ei eines Seeigels.
Der Samenkern *sk* und der Eikern *ek* sind nahe zusammengerückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln. Ei- und Samenkern üben gleichsam eine Anziehung auf einander aus und bewegen sich mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter entgegen; der Samenkern (*sk.*), von seiner Protoplasmastrahlung umhüllt, verändert hierbei rascher seinen Ort, langsamer der Eikern (*ek*). Bald treffen sich beide entweder in der Mitte des Eies oder wenigstens in ihrer Nähe (Fig. 18), werden von einer gemeinsamen, nunmehr über die ganze Dottersubstanz ausgedehnten Strahlung umschlossen, legen sich fest aneinander, platten sich an der Berührungsfläche ab und verschmelzen schliesslich unter einander (Fig. 19 *fk*).

Das Product ihrer Verschmelzung stellt den ersten Furchungskern (*fk*) dar, an welchem sich die zur Zelltheilung führenden weiteren Veränderungen abspielen.

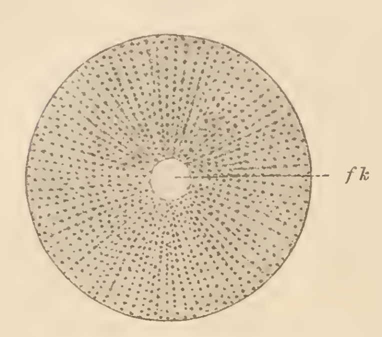


Fig. 19. Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung. Ei- und Samenkern sind zum Furchungskern verschmolzen, der im Centrum einer Protoplasmastrahlung liegt.

Der ganze so interessante Befruchtungsvorgang hat nur die kurze Zeit von etwa 10 Minuten für sich in Anspruch genommen. —

Es ist hier der Ort, auch in Kürze der sogenannten **Mikropylen** zu gedenken. Bei manchen Thieren sind die Eier, ehe sie befruchtet werden, z. B. bei Arthropoden, bei Fischen etc. von einer dicken und festen, für die Samenfäden undurchdringlichen Hülle eingeschlossen. Um nun die Befruchtung zu ermöglichen, finden sich hier an einer bestimmten Stelle der Eihülle eine kleine oder mehrere kleine Oeffnungen (Mikropylen), an denen sich die Samenfäden ansammeln und in das Innere des Eies hineinschlüpfen. —

Die an den Echinodermen entdeckten Befruchtungserscheinungen sind bald auch an zahlreichen anderen Objecten vollständig oder wenigstens theilweise beobachtet worden, bei Coelenteraten und bei Würmern, unter denen die Nematoden sehr vorzügliche Untersuchungsobjecte liefern (Nussbaum, v. Beneden, Carnoy, Zacharias, Boveri), bei Mollusken und bei den Wirbelthieren. Was letztere betrifft, so hat man bei Petromyzon das Eindringen eines Samenfadens in das Ei durch eine besonders präformirte Mikropyle in der Dotterhaut genau verfolgen können. (Calberla, Kupffer und Benecke). Bei Amphibien gelang es gleichfalls den Nachweis zu führen, dass nach der Befruchtung sich am animalen Pole ein Samenkern bildet und dass derselbe umhüllt von einem Pigmenthof, der von der Dotterrinde abstammt, auf einen zweiten tiefer gelegenen Eikern zu rückt und mit ihm verschmilzt (O. Hertwig, Bambeke, Born). Bei Säugethieren findet die Befruchtung im Anfang der Eileiter statt. Für sie ist wenigstens der Nachweis erbracht worden, dass nach der Ablösung der Polzellen vorübergehend 2 Kerne in der Eizelle zu sehen sind und dass beide im Centrum des Eies sich zum Furchungskern verbinden (v. Beneden).

Die hier mitgetheilten Befruchtungsvorgänge können für das Thierreich als typische bezeichnet werden. Sie scheinen aber auch in ganz derselben Weise allgemein im Pflanzenreiche wieder zu kehren, wie durch die gründlichen Untersuchungen von Strasburger dargethan worden ist. Wir sind daher jetzt mehr als früher in der Lage, eine auf eine Reihe von Thatsachen gestützte Theorie der Befruchtung aufstellen zu können:

Bei der Befruchtung finden deutlich nachweisbare, morphologische Vorgänge statt. Bei diesen ist das Wichtige und Wesentliche die Vereinigung zweier geschlechtlich differenzirter Zellenkerne, eines weiblichen Ei- und eines männlichen Samenkerns. Diese enthalten die befruchtende Kernsubstanz, welche ein

organisirter Körper ist und als solche bei der Befruchtung zur Wirkung kommt.

Man hat neuerdings auch den Versuch gemacht, die Befruchtungstheorie in eine Vererbungstheorie zu erweitern. Es ist dies möglich, wenn man in der befruchtenden Substanz zugleich auch die Trägerin der vererbbaren Eigenschaften erblickt. Die weibliche Kernsubstanz überträgt die Eigenschaften der Mutter, die männliche Kernsubstanz die Eigenschaften des Vaters auf das neuentsehende Geschöpf. — Vielleicht ist in dieser Theorie eine morphologische Grundlage für die Thatsache gewonnen, dass die Kinder beiden Erzeugern gleichen und von beiden im Allgemeinen gleich viele Eigenschaften erben.

Wenn wir die beiden Theorieen annehmen, so fällt jetzt auch dem Kern, welcher bisher zwar als ein constantes, aber räthselhaftes Gebilde von unbekannter Bedeutung hatte beschrieben werden müssen, eine bestimmte Rolle im Zellenleben zu. Er scheint das eigentliche Befruchtungs- und Vererbungsorgan der Zelle zu sein, indem in ihm eine dem Stoffwechsel der Zelle mehr entzogene Substanz (Idioplasma Nägeli's) abgelagert wird.

Bei der Besprechung des Befruchtungsprozesses sei noch eine kleine Abschweifung auf das Gebiet pathologischer Erscheinungen gestattet.

Wie aus zahlreichen Beobachtungen im Thier- und Pflanzenreich hervorgeht, dringt bei normalem Verlauf der Befruchtung immer nur ein einziger Samenfaden in ein Ei ein, wenn die zusammentreffenden Geschlechtszellen vollkommen gesund sind. Bei geschädigter Beschaffenheit der Eizelle jedoch erfolgt Ueberfruchtung durch zwei und mehr Samenfäden **(Polyspermie)**.

Man kann Ueberfruchtung künstlich hervorrufen, wenn man die Eizelle auf experimentellem Wege schädigt, sei es dass man sie vorübergehend einer höheren oder einer niederen Temperatur aussetzt und Kälte- oder Wärmestarre hervorruft, sei es, dass man sie durch chemische Mittel beeinflusst, sie chloroformirt, oder mit Chloralhydrat, Morphium, Strychnin, Nicotin, Chinium sulph. etc. behandelt, sei es, dass man sie auf mechanischem Wege durch Schütteln z. B. verletzt. Interessant ist es bei allen diesen Mitteln zu sehen, wie der Grad der Ueberfruchtung gewissermaassen zu dem Grad der Schädigung in einer Proportion steht, wie zum Beispiel Samenfäden in Eier, die schwach mit Chloral behandelt sind, sich in geringer Anzahl, dagegen zahlreicher in stärker narkotisirte Eier einbohren.

Bei allen überfruchteten Eiern wird der ganze Verlauf der Entwicklung ein anomaler. Vielleicht ist, wie Fol als Hypothese ausgesprochen hat, die Entstehung von Zwei- und Mehrfachbildungen auf das Eindringen von 2 und mehr Samenfäden zurückzuführen. Die Frage verdiente gewiss in hohem Maasse noch genauer experimentell geprüft zu werden.

Geschichte. Die mitgetheilten Thatsachen aus der Befruchtungslehre sind Errungenschaften der jüngsten Zeit. Um von älteren Hypothesen abzusehen, so nahm man bis zum Jahre 1875 gewöhnlich an, dass die Samenfäden in grösserer Anzahl in den Eiinhalt eindringen sollten, man liess sie aber daselbst ihre Beweglichkeit verlieren und sich im Dotter auflösen. —

Mir glückte es beim Studium der Eier von Toxopneustes lividus ein Object zu finden, an welchem sich die inneren Befruchtungserscheinungen im Ganzen leicht und sicher feststellen lassen, und zu zeigen, 1. dass in Folge der Befruchtung wenige Minuten nach Zusatz des Samens in der Rinde des Dotters der Kopf eines Samenfadens von einer Strahlung umgeben auftritt und sich in ein kleines Körperchen umbildet, welches ich Samen- oder Spermakern nannte, 2. dass binnen zehn Minuten Ei- und Spermakern copuliren, 3. dass normaler Weise die Befruchtung nur durch einen Samenfaden erfolgt, während in pathologisch veränderte Eier mehrere Samenfäden eindringen können. So konnte ich damals die These aussprechen, dass die Befruchtung auf der Verschmelzung zweier geschlechtlich differenzirter Zellkerne beruht.

Wenige Monate später fand v. Beneden, dass bei den Säugethieren der Furchungskern aus Verschmelzung zweier Kerne entsteht, und sprach hierbei die Vermuthung aus, dass der eine von ihnen, der zuerst peripher gelegen ist, zum Theil von der Substanz der Samenfäden herrühren möge, welche er in grösserer Anzahl mit der Dotterrinde verschmelzen und sich vermischen lässt. Einen Fortschritt führte bald darauf Fol dadurch herbei, dass er an den Eiern der Echinodermen den Moment des Eindringens eines Samenfadens in das Ei auf das Genaueste verfolgte und die Bildung eines Empfängnisshügels (cône d'attraction) entdeckte. Seitdem ist durch zahlreiche Arbeiten (Selenka, Fol, Hertwig, Calberla, Kupffer, Nussbaum, v. Beneden, Eberth, Flemming, Zacharias, Boveri) dargethan worden, dass auch in anderen Objecten und in anderen Stämmen des Thierreiches die Befruchtungsvorgänge in wesentlich der gleichen Weise verlaufen. Die Identität der Befruchtungsvorgänge im Thier- und Pflanzenreich hat endlich Strasburger in einer Reihe vortrefflicher Untersuchungen bewiesen.

Schliesslich ist gleichzeitig von Strasburger und mir der Versuch gemacht worden, die Befruchtungserscheinungen für eine Theorie der Vererbung zu verwerthen, indem wir die männliche und weibliche Kernsubstanz, wie früher schon vermuthungsweise von Anderen ausgesprochen worden war (Keber, Haeckel, Hasse), als die Träger der Eigenschaften betrachteten, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden. In ähnlicher Weise haben sich darauf Kölliker, Roux, Bambeke, Weismann etc. geäussert.

Zusammenfassung.

1. Das Keimbläschen rückt allmählich bei der Reifung an den animalen Pol des Eies empor und geht hierbei eine rückschreitende Metamorphose ein (Rückbildung der Kernmembran und des Fadennetzes, Vermischung des Kernsaftes mit dem Protoplasma).

2. Aus Resten des Keimbläschens entwickelt sich, hauptsächlich wohl aus der Substanz des Keimflecks, eine Kernspindel.

3. An der Stelle, wo die Spindel mit ihrem einen Ende an die Oberfläche des Dotters anstösst, bilden sich durch einen sich zwei Mal wiederholenden Knospungsprocess 2 Polzellen aus.

4. Beim zweiten Knospungsprocess bleibt die Hälfte der Kernspindel in der Dotterrinde zurück und wandelt sich in den Eikern um. Das Ei ist reif.

5. Bei Eiern, die sich parthenogenetisch entwickeln (Arthropoden) wird nur eine Polzelle gebildet.

6. Bei der Befruchtung dringt in ein gesundes Ei nur ein einziger Samenfaden ein. (Bildung eines Empfängnisshügels, Abhebung der Dotterhaut).

7. Der Kopf des Samenfadens verändert sich zu dem Samenkern, um welchen sich die benachbarten Protoplasmatheilchen in radiärer Richtung anordnen.

8. Ei- und Samenkern wandern auf einander zu und verschmelzen zu dem Furchungskern.

9. Befruchtungstheorie. Die Befruchtung beruht auf der Copulation zweier geschlechtlich differenzirter Zellkerne.

10. Vererbungstheorie. Die im Samen- und Eikern enthaltenen männlichen und weiblichen Kernsubstanzen sind die Träger der von den Erzeugern auf ihre Nachkommen vererbbaren Eigenschaften.

Literatur.

Balfour. *On the Phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum. Quarterly Journal of Microscopical Science Volume XVIII New Series* 1878.

Bambeke. *„Recherches sur l'Embryologie des Batraciens." Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 2 m sér. T. LXI.* 1876.

Ed. v. Beneden & Charles Julin. *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les cheiroptères. Archives de biologie. T. I.*

E. van Beneden. *„La maturation de l'oeuf, la fécondation etc. des mammifères." Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 2 me sér. T. XL. Nr.* 12 1875.

Derselbe. Contributions à l'Histoire de la vésicule germinative, etc. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 2 me sér. T. XLI. Nr. 1. 1876.

Derselbe. Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de biologie. Vol. IV. Paris 1883.

Blochmann. *Ueber die Richtungskörper bei den Insecteneiern. Biolog. Centralblatt Bd. VII.* 1887.

Derselbe. Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morphol. Jahrbuch. Bd. XII.

Born. *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXIV.*

Derselbe. Weitere Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXVII.

Boveri. *Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Gesellschaft für Morphologie u. Physiologie zu München. Sitzung vom* 16. *Nov.* 1886 *Münchener medicinische Wochenschrift. Jahrg.* 33. *Nr.* 50.

Derselbe. Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Gesellschaft f. Morphologie und Physiologie zu München. Sitzung vom 3. *Mai* 1887.

Bütschli. *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung u. Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senkenberg. naturf. Gesellsch. Bd. X. Frankfurt* 1876.

Derselbe. Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biologisches Centralblatt. Bd. IV.

Derselbe. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXIX. 1877.

Calberla. *Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschrift f. wiss. Zool. Vol. XXX.*

J. B. Carnoy. *La cytodiérèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires de l'ascaris megalocephala.* 1886.

Dewitz. *Ueber Gesetzmässigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und in der Vereinigung derselben mit dem Ei. Archiv f. d. ges. Phys. Bd. XXXIX. Bonn.* 1886.

Eberth. *Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medic. Nr.* 14. 1884.

W. Flemming. *Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1885.

Derselbe. Ueber Bauverhältnisse, Befruchtung u. erste Theilung der thier. Eizelle. Biologisches Centralblatt. Bd. III.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. III. Theil. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XX. 1881.

Fol. *Sur le commencement de l'hénogénie. Archives des sciences physiques et naturelles. Genève* 1877.
Derselbe. Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. Genève 1879.
Frommann. *Artikel Befruchtung in Real-Encyclopädie der gesammt. Heilkunde. 2. Aufl.*
Alf. Giard. *Note sur les premiers phénomènes du développement de l'oursin. Comptes rendus LXXXIV.* 1877.
R. Greeff. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. Sitzungsbericht der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaft zu Marburg. Nr.* 5. 1876.
C. Hasse. *Morphologie u. Heilkunde.* 1880.
V. Hensen. *Die Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie von Hermann.* 1881.
Hensen. *Die Grundlagen der Vererbung. Landwirthsch. Jahrb.* 14. 1885.
Oscar Hertwig. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung u. Theilung d. thier. Eies. Morpholog. Jahrbuch. Vol. I.* 1876.
Derselbe. Morpholog. Jahrbuch. Vol. III. 1877.
Derselbe. Weitere Beiträge etc. Morpholog. Jahrbuch. Vol. III. 1877.
Derselbe. Beiträge zur Kenntniss etc. Morpholog. Jahrbuch. Vol. IV. Heft 1 *u.* 2. 1878.
Derselbe. Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884.
Derselbe. Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. XVIII. Jena 1884.
Oscar *u.* **Richard Hertwig.** *Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena* 1885.
Dieselben. Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. 1887.
C. K. Hoffmann. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandelungen der Königl. Academie der Wissenschaften zu Amsterdam* 1881.
Kölliker. *Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLII.*
Derselbe. Das Karyoplasma und die Vererbung. Eine Kritik der Weismann'schen Theorie von der Kontinuität des Keimplasma. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.
Kupffer. *Betheiligung des Dotters am Befruchtungsakt bei Bufo variabilis u. vulgaris. Sitzungsber. d. math. Classe. München* 1882.
C. Kupffer *u.* **B. Benecke.** *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Königsberg* 1878.
J. Lovén. *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Mollusca acephala lammellibranchiata. Abh. der k. schwed. Akad. der Wissensch.* 1848. *Im Auszuge übersetzt. Stockholm* 1879.
E. L. Mark. *Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College. Vol. VI.* 1881.
Minot. *Proceed. Boston soc. nat. hist. XIX.* 1877. *American naturalist.* 1880.
Fr. Müller. *Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schneckenei. Archiv f. Naturgesch.* 1848.
C. v. Nägeli. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* 1884.
M. Nussbaum. *Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII.*
Derselbe. Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVIII. 1880.
J. Oellacher. *Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthierei. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. VIII.* 1872.
Derselbe. Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. Stricker's Studien. I.
Purkinje. *Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Lipsiae* 1825.
M. A. Sabatier. *Contribution à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'oeuf en général. (Théorie de la sexualité.) Montpellier* 1884.
A. Schneider. *Das Ei und seine Befruchtung. Breslau* 1883.
O. Schultze. *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. XLV.* 1887.
E. Selenka. *Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig* 1878.
Ed. Strasburger. *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena* 1884.
A. Weismann. *Ueber die Vererbung. Jena* 1883.
Derselbe. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.
Derselbe. Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. Zoologischer Anzeiger 1886.
Derselbe. Ueber die Zahl der Richtungskörper u. über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.
Otto Zacharias. *Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsproducte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXX. Bonn* 1887.

DRITTES CAPITEL.

Der Furchungsprocess.

An die Befruchtung schliesst sich meist in unmittelbarer Folge die weitere Entwicklung an, die damit beginnt, dass die Eizelle, der einfache Elementarorganismus, durch die sogenannte Furchung sich in eine immer mehr an Zahl zunehmende Menge kleiner Zellen auflöst. Das Studium der Furchung wollen wir mit einem recht einfachen Falle beginnen und wählen wir daher auch hier wieder als Grundlage für die Darstellung das Ei eines Echinodermen.

Der durch die Verschmelzung von Ei- und Samenkern entstandene Furchungskern (Fig. 20, *fk*) ist anfangs rundlich, genau im Centrum der Eikugel gelegen und Mittelpunct einer Strahlung, an welcher die ganze Dottermasse betheiligt ist; bald aber beginnt er sich ein wenig in die Länge zu strecken und dabei immer mehr undeutlich zu werden, so dass man am lebenden Object zur Annahme verleitet werden kann, er habe sich vollständig aufgelöst. Gleichzeitig gehen sehr regelmässige Veränderungen in der Vertheilung und Anordnung des Protoplasma um den Kern vor sich. Die durch die Befruchtung hervorgerufene monocentrische Strahlung nimmt an Intensität allmählich ab und verliert sich ganz, während sich zwei neue Strahlungen an den beiden Polen des sich streckenden Kerns entwickeln. Erst klein und unbedeutend, dehnen sie sich rasch weiter aus und nehmen schliesslich je eine Hälfte der Eikugel ein (Fig. 21). Dabei stossen die Strahlen der beiden Systeme in der Medianebene des Eies unter spitzem Winkel zusammen.

In demselben Maasse als sich die beiden Strahlungen deutlicher entwickeln, entsteht als Grundlage und Mittelpunct derselben im Innern des körnigen Dotters eine Figur, welche man passender Weise einer Hantel, wie sie beim Turnen gebraucht wird, vergleichen kann (Fig. 21). Sie entsteht dadurch, dass sich an den Polen des sich streckenden Kerns, die man gewissermaassen als zwei Attractionscentren betrachten kann, homogenes Protoplasma in grösserer Menge ansammelt und die beiden Köpfe der Hantel bildet. Der die letzteren verbindende körnchenfreie Streifen ist der inzwischen undeutlich gewordene Kern, welcher eigenthümliche Metamorphosen eingegangen ist.

In die Kernmetamorphose gewinnt man genaueren Einblick durch Anwendung geeigneter Reagentien und Farbstoffe. Durch Zwischenstadien, die unberücksichtigt bleiben sollen, geht aus dem bläschenförmigen Kern die für die Zelltheilung im ganzen organischen Reich typische Kernspindel hervor. Ihre Spitzen nehmen die Mitte der

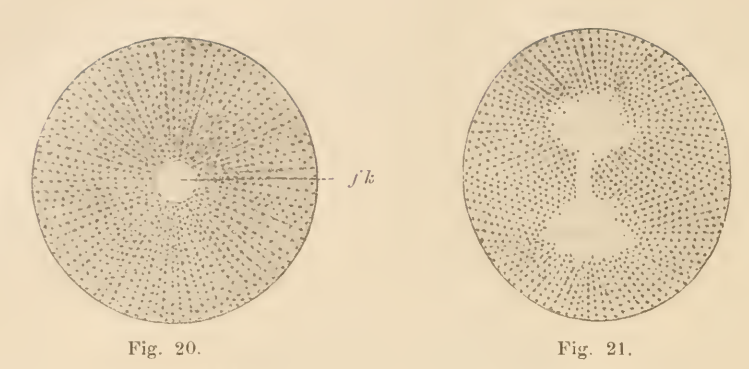


Fig. 20. Fig. 21.

Fig. 20. Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung. *fk* Furchungskern.
Fig. 21. Ei eines Seeigels in Vorbereitung zur Theilung. Beide Figuren sind nach dem lebenden Object gezeichnet.
Der Kern ist im frischen Zustand nicht mehr zu sehen, an seiner Stelle ist eine Hantelfigur entstanden.

beiden Strahlensysteme ein (Fig. 25 *B*). Die Spindel *sp* besteht aus zwei Substanzen, welche meiner Meinung nach beide von dem Ruhezustand des Kerns abstammen, nämlich 1) aus einer achromatischen Substanz, welche keine Farbstoffe in sich aufnimmt, und 2) aus dem färbbaren Nuclein oder Chromatin. Die achromatische Substanz bildet ausserordentlich feine und daher zuweilen schwer kenntlich zu machende „Spindelfasern", welche, etwa 10 an der Zahl, zu einem Bündel vereinigt sind und, indem sie mit ihren Enden zu je einer Spitze convergiren, die Spindel erzeugen. Das Chromatin dagegen hat die Form von einzelnen kleinen Körnern angenommen, die den Spindelfasern an Zahl entsprechen und in der Weise angeordnet sind, dass je ein Korn je einer Spindelfaser und zwar ihrer Mitte anliegt. In ihrer Gesammtheit stellt sie daher eine in der Mitte der Spindel befindliche und aus einzelnen Körnern zusammengefügte Platte, die Kernplatte Strasburger's, dar. Was bei den Seeigeleiern gewöhnlich als chromatisches Korn erscheint, gibt sich uns bei Anwendung der stärksten Vergrösserungen, namentlich aber beim Studium hierzu geeigneter Ob-

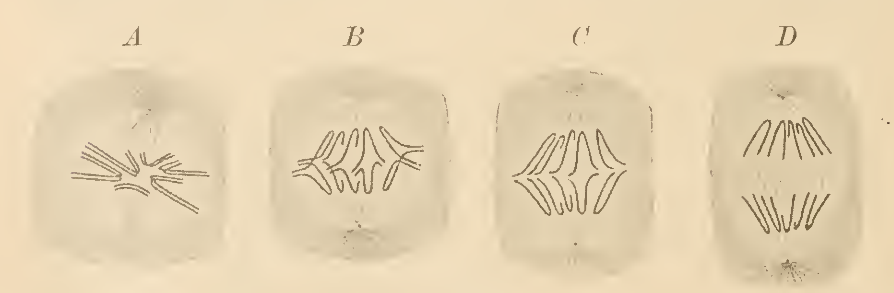


Fig. 22. Schema der Kerntheilung nach Rabl.
In Figur *A* sieht man die aus zarten achromatischen Fasern gebildete Spindel mit den Protoplasmastrahlungen an ihren Spitzen und chromatischen Schleifen in ihrer Mitte. An letzteren ist bereits eine Längsspaltung der Fäden eingetreten. In Figur *B* sind die durch die Spaltung entstandenen Tochterfäden nach entgegengesetzten Richtungen auseinander gerückt. In Figur *C* beginnen sie sich in regelmässiger Weise zu zwei Gruppen von Schleifen anzuordnen. In Figur *D* liegen beide Gruppen von Tochterschleifen nahe den beiden Polenden der Spindel.

jecte, wie z. B. der Nematodeneier, oder beim Studium von Gewebszellen (Fig. 22 *A)* als eine kleine v-förmige Schleife zu erkennen. In einzelnen Fällen, wie z. B. bei Ascaris megalocephala, ist die Zahl der Schleifen eine sehr geringe, da sie sich nur auf 4 beläuft. Von denselben macht VAN BENEDEN die sehr bemerkenswerthe und interessante Angabe, dass zwei von ihnen vom Chromatin des Spermakerns und die zwei andern vom Chromatin des Eikerns abstammen.

Die weiteren Metamorphosen des Kerns spielen sich an den Schleifen ab. Sie spalten sich, wie FLEMMING entdeckt und zahlreiche Forscher (STRASBURGER, HEUSER, BENEDEN, RABL etc.) seitdem bestätigt haben, ihrer Länge nach in zwei Tochterschleifen (Fig. 22 *A*). Diese aber weichen alsbald nach entgegengesetzten Enden (bei Ascaris je zwei männliche und je 2 weibliche Tochterschleifen) auseinander (Fig. 22 *B*, *C*, siehe auch die Figurenerklärung) und nähern sich bis auf geringe Entfernung den Polen der Spindel (Fig. 22 *D*).

Somit hat sich in einer complicirten Weise eine Zerlegung der färbbaren Kernsubstanz in gleiche Hälften vollzogen. Als unmittelbare Folge davon beginnt jetzt auch der protoplasmatische Theil der Zelle durch den schon äusserlich wahrnehmbaren Furchungsprocess halbirt zu werden. Entsprechend einer Ebene, welche man zwischen den beiden Tochterkernplatten mitten durch die Spindel senkrecht zu ihrer Längsaxe hindurchlegt, bildet sich an der Oberfläche des Eies (Fig. 23 *A*) eine Ringfurche aus, die rasch tiefer in die Eisubstanz einschneidet und sie in kurzer Zeit in zwei gleiche Stücke zerlegt; von diesen enthält ein jedes die Hälfte der Spindel mit einer Tochterkernplatte, die Hälfte der Hantelfigur und eine Protoplasmastrahlung.

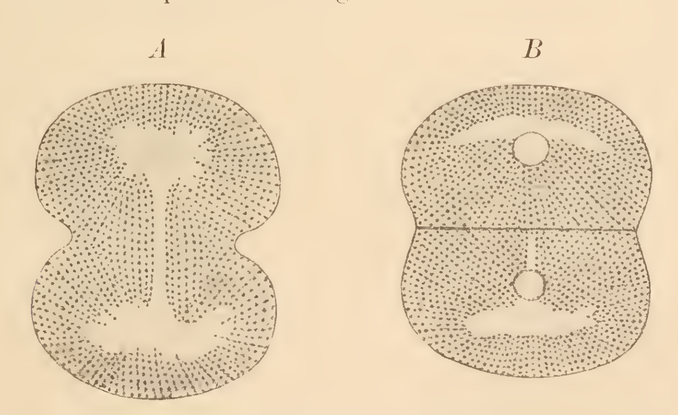


Fig. 23. ***A*** **Ei eines Seeigels im Moment der Theilung.**
Eine Ringfurche schneidet in den Dotter ein und halbirt ihn in einer Ebene, welche rechtwinkelig die Mitte der Kernaxe und die Längsaxe der Hantelfigur schneidet.
B **Ei eines Seeigels nach der Zweitheilung.** Beide Figuren sind nach dem lebenden Object gezeichnet.
In jedem Theilproduct ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasma beginnt undeutlich zu werden.

Die von der gemeinsamen Eihülle umschlossenen Theilstücke legen sich dann mit ihren Theilungsflächen fest aneinander und platten sich hier so ab, dass ein jedes nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 23 *B*).

Im Innern aber tritt Kern und Protoplasma in ein kurz vorübergehendes Ruhestadium ein. Aus der Hälfte der Kernspindel mit den Tochterschleifen entwickelt sich wieder ein bläschenförmiger, homogener Tochterkern, im Protoplasma aber wird die strahlige Anordnung immer undeutlicher und ist schliesslich ganz geschwunden.

Nach kurzer Ruhepause schicken sich die beiden Tochterzellen zu einer neuen Theilung an, wobei sich in ihrem Innern, im Kern und Protoplasma, dieselbe Reihe von Veränderungen wiederholt. In ähnlicher Weise zerfallen die 4 Zellen in 8, diese in 16, 32, 64 Theilstücke und so weiter (Fig. 24), bis ein grosser kugliger Haufen entstanden ist,

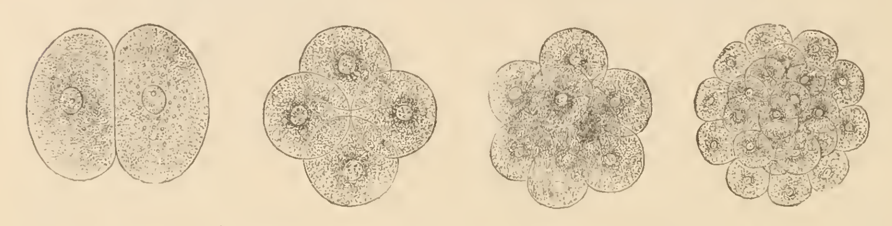


Fig. 24 Verschiedene Stadien des Furchungsprocesses nach GEGENBAUR.

der den Namen der Morula oder Maulbeerkugel erhalten hat, weil die Zellen als kleine Höcker an seiner Oberfläche vorspringen.

Während des zweiten und dritten Furchungsstadiums lässt sich ein streng gesetzmässiges Verhalten in der Richtung, welche die sich bildenden Furchungsebenen zu einander einhalten, leicht erkennen. Es halbirt nämlich stets die zweite Furchungsebene die erste und schneidet sie rechtwinklig, die dritte Ebene aber geht lothrecht mitten durch die Axe hindurch, in welcher sich die beiden ersten schneiden. Wenn man nun die Enden dieser Axe als Pole des Eies betrachtet, so kann man die beiden ersten Theilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen.

Die Gesetzmässigkeit wird durch ein Wechselverhältniss bedingt, in welchem Kern und Protoplasma zu einander stehen, wobei folgende zwei Regeln zu beachten sind: 1) Die Theilungsebene halbirt stets rechtwinklig die Axe der Spindel. 2) Die Axe der Kernspindel steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des sie umhüllenden protoplasmatischen Körpers und zwar so, dass die beiden Pole des Kerns sich in der Richtung der grössten Protoplasmamassen einstellen. So kann zum Beispiel in einer Kugel, in welcher das Protoplasma gleichmässig vertheilt ist, die central gelegene Spindel in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernaxe parallel zur Oberfläche derselben in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Um nun nach diesen allgemeinen Bemerkungen auf unseren zu erklärenden Fall zurückzukommen, so bildet jede Tochterzelle, wenn die erste Theilung abgelaufen ist, eine Halbkugel. Nach unserer Regel kann die Tochterspindel sich nicht vertical zur Grundfläche der Halb-

kugel stellen, sondern muss parallel zu ihr gerichtet sein, so dass ein Zerfall in 2 Quadranten erfolgen muss. Hierauf muss die Spindelaxe wieder mit der Längsaxe des Quadranten zusammenfallen, wodurch dieser in 2 Octanten zerlegt wird.

Von dem eben geschilderten Theilungsvorgang gibt es einige wichtige Modificationen, die zwar die inneren auf den Kern sich beziehenden Vorgänge unberührt lassen, aber die Art und Weise betreffen, wie das Ei als Ganzes in Theilstücke zerlegt wird. Man kann diese Modificationen, obwohl sie durch Uebergänge verbunden sind, zweckmässiger Weise in zwei Abtheilungen und jede Abtheilung in 2 Unterabtheilungen sondern.

Zu der ersten Abtheilung rechnen wir solche Eier, welche durch den Furchungsprocess vollständig in Theilstücke zerlegt werden. Wir bezeichnen daher die Furchung als eine totale und unterscheiden, je nachdem die Theilstücke von gleicher oder von ungleicher Grösse werden, als Unterarten eine aequale oder gleichmässige und eine inaequale oder ungleichmässige Furchung.

Der totalen stellen wir die partielle Furchung gegenüber. Sie findet sich bei Eiern, welche mit reichlichem Nahrungsdotter versehen und daher von beträchtlicher Grösse sind und bei welchen gleichzeitig die schon früher beschriebene Sonderung in einen aus Bildungsdotter und in einen aus Nahrungsdotter bestehenden Theil deutlich eingetreten ist. Hier erfährt nun bloss der Bildungsdotter einen Zerklüftungsprocess, während die Hauptmasse des Eies, der Nahrungsdotter, ungetheilt und von den embryonalen Entwicklungsvorgängen im Ganzen unberührt bleibt; daher der Name theilweise oder partielle Furchung. Sie zerfällt wieder in die beiden Untertypen der discoidalen und der superficialen Furchung, je nachdem der Bildungsdotter als Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt oder den letzteren als eine dicke Rindenschicht umhüllt. Remak hat die Eier, die sich total furchen, als holoblastische, dagegen die Eier mit partieller Furchung als meroblastische bezeichnet.

Wir können daher folgendes Furchungsschema aufstellen:

I. Typus.	Totale Furchung	holoblastische Eier.
a) aequale	"	
b) inaequale	"	
II. Typus.	Partielle "	meroblastische Eier.
a) discoidale	"	
b) superficiale	"	

I^a. Die aequale Furchung.

Bei der allgemeinen Besprechung des Furchungsprocesses sind wir mit den Erscheinungen der aequalen Furchung bereits bekannt geworden. Zu dem oben Gesagten ist noch hinzuzufügen, dass dieser Typus häufiger bei den Wirbellosen und unter den Wirbelthieren nur beim Amphioxus und den Säugethieren anzutreffen ist. Bei letzteren treten indessen schon frühzeitig geringe Verschiedenheiten in der Grösse der Theilungskugeln hervor, wodurch mehrere Forscher veranlasst worden sind, auch die Furchung bei Amphioxus und den Säugethieren als inaequale zu bezeichnen. Wenn ich diesem Vorschlag nicht gefolgt bin, so geschah es aus dem Grunde, weil die Unterschiede nur geringfügiger Art sind, weil der Kern in der Eizelle und ebenso in ihren Theilstücken

noch central liegt und weil die einzelnen Furchungsarten überhaupt nicht scharf abzugrenzen sondern durch Uebergänge verbunden sind.

Vom Amphioxus gibt HATSCHEK an, dass auf dem achtzelligen Stadium vier kleinere und vier etwas grössere Zellen zu unterscheiden sind und dass von da an auf allen späteren Stadien ein Grössenunterschied zu bemerken ist und der Furchungsprocess in einer ähnlichen Weise abläuft, wie später für das Froschei beschrieben werden wird. Das Ei des Kaninchens, über welches die sorgsamen Untersuchungen von v. BENEDEN vorliegen, zerfällt gleich von Anfang an in 2 Theilstücke von etwas ungleicher Grösse; auch treten vom dritten Theilungsstadium an Unterschiede in der Schnelligkeit ein, in welcher bei den einzelnen Segmenten die Theilungen auf einander folgen. Nachdem die vier Furchungskugeln sich in acht getheilt haben, kommt es zu einem Stadium mit 12 Kugeln; darauf folgt ein anderes mit 16 und später ein weiteres mit 24.

Ib. Die inaequale Furchung.

Zur Grundlage der Beschreibung möge das Ei der Amphibien dienen. Sowie das Ei vom Frosch oder Triton in das Wasser entleert und befruchtet wird, so richtet sich alsbald unter Aufquellung der Gallerthülle die schwarz pigmentirte oder animale Eihälfte nach oben, weil sie mehr Protoplasma und kleinere Dotterkügelchen enthält und specifisch leichter ist. Die Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der verschiedenen Dotterbestandtheile bedingt auch eine veränderte Lage des Furchungskerns. Während dieser in allen Fällen, in denen das Deutoplasma gleichmässig vertheilt ist, eine centrale Lage einnimmt, verändert er überall, wo sich das Ei aus einer dotterreicheren und aus einer protoplasmareicheren Hälfte zusammensetzt, seine Stellung und rückt in das Bereich der protoplasmareicheren Partie. Beim Froschei finden wir ihn daher in der schwarz pigmentirten, nach oben gelegenen Hemisphäre.

Wenn sich hier der Kern zur Theilung anschickt, kann sich seine Achse nicht mehr in jeden beliebigen Radius des Eies einstellen; in Folge der ungleichmässigen Vertheilung des Protoplasma im Eiraum steht er

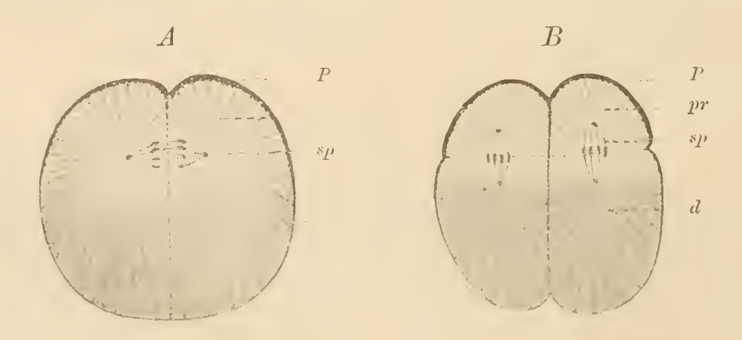


Fig. 25. Schema der Theilung des Froscheies.

A Erstes Theilungsstadium. *B* Drittes Theilungsstadium. Die 4 Theilstücke des zweiten Theilungsstadiums beginnen durch eine Aequatorialfurche in 8 Stücke zu zerfallen. *P* Pigmentirte Oberfläche des Eies am animalen Pol; *pr* protoplasmareicher, *d* deutoplasmareicherer Theil des Eies; *sp* Kernspindel.

unter dem Einfluss des protoplasmareicheren pigmentirten Theils des Eies, welcher wie eine Calotte dem dotterreicheren Theil aufliegt und wegen seiner geringeren specifischen Schwere obenauf schwimmt und horizontal ausgebreitet ist. In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel horizontal zu liegen (Fig. 25 *A sp.*); mithin muss die Theilungsebene sich in verticaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furche am animalen Pole zu zeigen, weil derselbe mehr unter dem Einfluss der ihm genäherten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von welchem die Bewegungserscheinungen bei der Theilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet nach dem vegetativen Pole zu durch.

Durch den ersten Theilungsact erhalten wir zwei Halbkugeln (Fig. 26, 2), von denen eine jede aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und einem nach abwärts gekehrten protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt ist. Dadurch wird erstens die Lage und zweitens die Achse des Kerns, wenn er sich zur zweiten Theilung anschickt, wieder fest bestimmt. Den Kern haben wir nach der von uns oben aufgestellten Regel im protoplasmareicheren Quadranten aufzusuchen; die Achse der Spindel muss sich hier parallel zur Längsaxe desselben einstellen, muss also horizontal zu liegen kommen. Die zweite Theilungsebene ist daher, wie die erste, lothrecht und schneidet diese rechtwinklig.

Nach Ablauf der zweiten Furchung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten (Fig. 26, 4), die durch verticale Theilungsebenen von

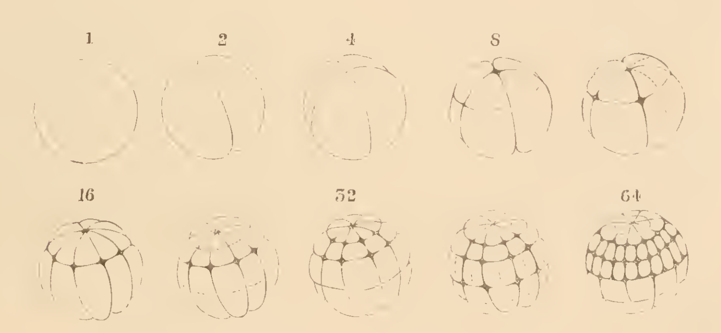


Fig 26. Furchung von Rana temporaria nach Ecker.
Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

einander getrennt sind und zwei ungleichwerthige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim aequal sich furchenden Ei sahen wir, dass auf dem dritten Theilungsstadium die Achse der Kernspindel sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellt. Das ist auch hier in einer etwas modificirten Weise der Fall. Wegen des grösseren Protoplasmareichthums der oberen Hälfte des Quadranten kann die Spindel nicht wie bei dem aequal sich furchenden Ei in der Mitte desselben liegen, sondern muss dem animalen Pol des Eies mehr genähert sein (Fig. 25 *B sp*). Ferner steht sie genau vertical, da die 4 Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen

Schwere ihrer beiden Hälften im Raume fest orientirt sind. In Folge dessen muss jetzt die dritte Theilungsebene eine horizontale werden, ferner muss sie oberhalb des Aequators der Eikugel, mehr oder minder nach ihrem animalen Pole zu gelegen sein (Fig. 26, 8). Die Theilproducte sind von ungleicher Grösse und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als die inaequale bezeichnet hat. Die 4 nach oben gelegenen Segmente sind kleiner und dotterärmer, die 4 unteren viel grösser und dotterreicher. Wie die Pole, denen sie zugekehrt sind, werden sie auch als animale und vegetative Zellen von einander unterschieden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Unterschied zwischen den animalen und vegetativen Zellen ein immer grösserer, da die Zellen, je protoplasmareicher sie sind, um so rascher und häufiger sich theilen. Auf dem vierten Stadium werden zuerst die 4 oberen Segmente durch verticale Furchen in 8 zerlegt, erst nach einiger Zeit zerfallen in derselben Weise auch die 4 unteren, so dass jetzt das Ei aus acht kleineren und acht grösseren Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 26, 16). Nach einer kurzen Ruhepause theilen sich abermals zuerst die acht oberen Segmente und zwar jetzt durch eine aequatoriale Furche, und etwas später zerlegt eine ähnliche Furche auch die acht unteren Segmente (Fig. 26, 32). In gleicher Weise zerfallen die 32 Segmente in 64 (Fig. 26, 64). Auf den nun folgenden Stadien werden die Theilungen in der animalen Hälfte der Eikugel noch mehr als in der vegetativen beschleunigt. Während die 32 animalen Zellen durch zwei rasch auf einander folgende Theilungen schon in 128 Stücke zerlegt sind, findet man in der unteren Hälfte noch 32 Zellen, die in Vorbereitung zur Furchung begriffen sind. So kommt es, dass als Endresultat des Furchungsprocesses ein kugeliger Zellenhaufen mit ganz ungleichwerthigen Hälften entsteht, einer nach oben gelegenen animalen Hälfte mit kleinen, pigmentirten Zellen und einer vegetativen Hälfte mit grösseren, dotterreichen, hellen Zellen.

Aus dem Verlauf der inaequalen Furchung sowie einer Reihe anderer Erscheinungen lässt sich ein zuerst von BALFOUR formulirtes allgemeines Gesetz aufstellen, dass die Schnelligkeit der Furchung proportional ist der Concentration des im Theilungsstück befindlichen Protoplasma. Protoplasmareiche Zellen theilen sich rascher als protoplasmaärmere aber deutoplasmareichere.

II[a]. Die partielle, discoidale Furchung.

Für die Darstellung der discoidalen Furchung dient uns das Hühnerei als classisches Beispiel. An demselben vollzieht sich der gesammte Furchungsprocess noch innerhalb der Eileiter in dem Zeitraum, in welchem der Dotter mit der Eiweisshülle und einer Kalkschale umgeben wird; er führt einzig und allein zu einer Zerklüftung der aus Bildungsdotter bestehenden Keimscheibe, während der grösste Theil des Eies, welcher den Nahrungsdotter enthält, ungetheilt bleibt, später in ein Anhängsel des Embryo, den sogenannten Dottersack, eingeschlossen und allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. Wie beim Froschei die pigmentirte animale Hälfte, so schwimmt auch beim Hühnerei, man mag dasselbe wenden wie man will, die Keimscheibe oben auf, da sie der

leichtere Theil ist. Wie beim Froschei die erste Theilungsebene eine verticale ist und am animalen Pole beginnt, so tritt auch beim Hühnerei (Fig. 27 *A*) in der Mitte der Scheibe eine kleine Furche (*b*) auf und

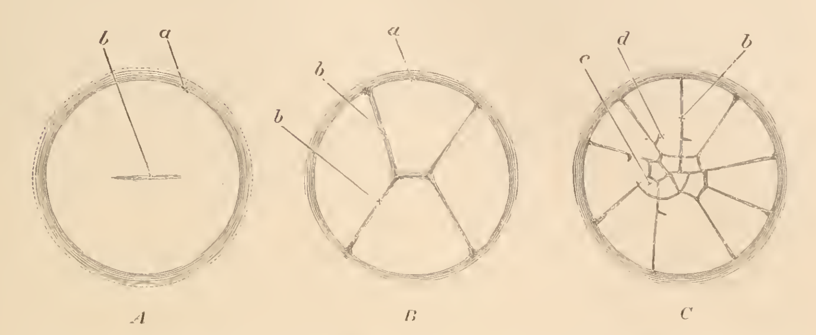


Fig. 27. Oberflächenansichten der ersten Furchungsstadien des Hühnereies nach Coste.

a Rand der Keimscheibe, *b* verticale Furche, *c* kleines centrales, *d* grosses peripheres Segment.

dringt von oben her in verticaler Richtung in die Tiefe. Während aber beim Froschei die erste Theilungsebene bis zum entgegengesetzten Pol durchschneidet, theilt sie beim Hühnerei nur die Keimscheibe in zwei gleiche Segmente, welche wie zwei Knospen der ungetheilten Dottermasse mit breiter Basis aufsitzen und vermittelst derselben noch untereinander in Substanzverbindung stehen. Bald darauf bildet sich eine zweite verticale Furche, welche die erste unter rechtem Winkel kreuzt und gleichfalls auf die Keimscheibe beschränkt bleibt, die nun in vier Segmente zerlegt ist (Fig. 27 *B*).

Jedes der vier Segmente wird wiederum von einer radialen Furche halbirt. Die so entstandenen Theilstücke entsprechen Kreisausschnitten, die im Centrum der Keimscheibe mit spitzen Enden zusammenstossen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von

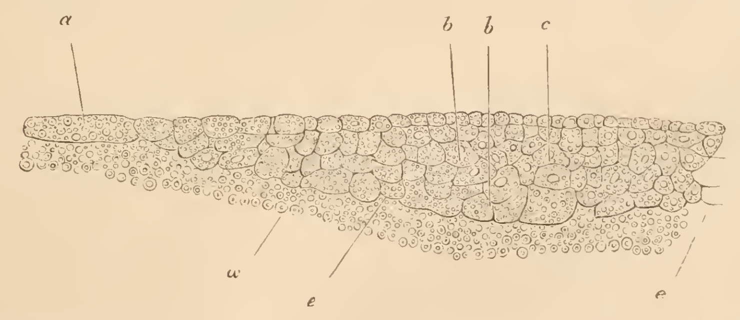


Fig. 28. Querschnitt durch die Keimscheibe des Hühnereies während der späteren Furchungsstadien nach Balfour.

Der Schnitt, welcher etwas mehr als die halbe Breite der Keimhaut wiedergibt (die Mittellinie ist bei *c*), zeigt, dass die Segmente der Oberfläche und des Centrums der Scheibe kleiner sind als die unteren und peripheren. Am Rand sind sie noch sehr gross. Eins derselben ist mit *a* bezeichnet.

a grosse periphere Zellen, *b* grössere Zellen der unteren Lagen; *c* Mittellinie der Keimhaut, *e* Grenze der Keimhaut gegen den weissen Dotter *w*.

jedem der Segmente wird dann die Spitze durch eine quere oder dem Aequator der Eikugel parallel gerichtete Furche abgetrennt (Fig. 27 *C*), wodurch central gelegene kleinere *(c)* und grössere periphere Theilstücke *(d)* entstehen. Indem von nun an radiale und dem Aequator parallele Furchen alternirend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, dass die kleineren im Centrum der Scheibe, also unmittelbar am animalen Pole, die grösseren nach der Peripherie zu liegen. Bei der fortschreitenden Zerklüftung schnüren sich die kleineren Theilstücke nach abwärts vollständig ab, während die peripheren grösseren anfangs noch mit dem Dotter zusammenhängen (Fig. 28). Auf diese Weise erhalten wir schliesslich eine Scheibe kleiner Embryonalzellen, die nach ihrer Mitte zu in mehreren Lagen über einander angeordnet sind.

Die unter der Zellenscheibe unmittelbar befindliche Dotterschicht, die besonders feinkörnig und protoplasmareich ist, verdient jetzt noch unsere ganz besondere Beachtung. Denn in ihr liegen isolirte Kerne, die nach dem Rande zu zahlreicher anzutreffen sind, die viel besprochenen Dotter- oder Parablastkerne, (die „Merocyten“ von Rückert) (Fig. 29 nx^1). Beim Hühnchen sind sie weniger

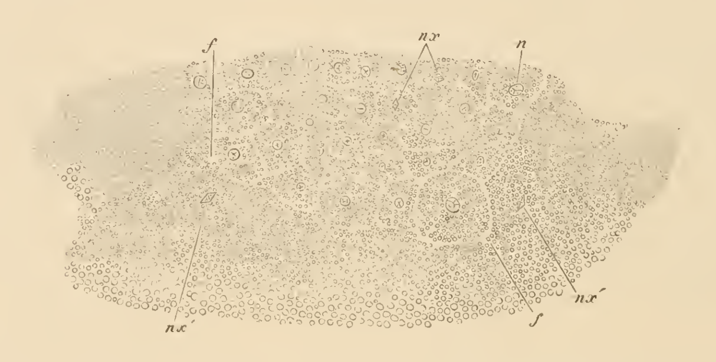


Fig. 29. Querschnitt durch die Keimscheibe eines Pristiurus-Embryo während der Furchung, nach Balfour.

n Kerne, *nx* umgestaltete Kerne vor der Theilung, *nx'* umgestaltete Kerne im Dotter, *f* Furchen, welche in dem an die Keimscheibe anstossenden Dotter auftreten.

auffällig als bei Knochenfischen und Elasmobranchiern, bei welchen sie durch Balfour, Hoffmann, Rückert und Andere genau untersucht worden sind. Früher liess man dieselben durch freie Kernbildung im Dotter entstehen, eine Annahme, die an sich sehr unwahrscheinlich ist, da nach unserer jetzigen Kenntniss überhaupt freie Kernbildung im Thier- und Pflanzenreich nicht vorzukommen scheint. Mit Recht leitet man daher jetzt die Dotterkerne vom Furchungskerne ab. Wahrscheinlich bilden sie sich schon frühzeitig aus, wenn die zuerst entstandenen Segmente, welche wir mit dem Dotter noch eine Zeit lang in Verbindung stehen sahen, von diesem sich abzuschnüren beginnen. Es wird dies in der Weise geschehen, dass in den Segmenten Kernspindeln entstehen, die bei der Abschnürung zur Hälfte in die allseitig isolirten Embryonalzellen, zur anderen Hälfte in die unter ihnen befindliche Dotterschicht gerathen und hier zu bläschenartigen Dotterkernen werden.

Im Uebrigen wird ihre Entstehung nicht bloss auf die frühesten Stadien der Furchung beschränkt sein, sondern sich auch noch später in dem Randbezirk der Keimscheibe wiederholen. Hier finden sich ja noch lange Zeit Segmente vor, die nach abwärts mit dem Dotter zusammenhängen. Jede Abschnürung derselben wird mit einer Kerntheilung einhergehen, bei welcher eine Spindelhälfte in die Dotterschicht geräth und zu einem Dotterkern wird. Von dieser Bildungsweise abgesehen, vermehrt sich ihre Anzahl noch durch directe Theilung, was dadurch festgestellt ist, dass man an Durchschnitten Kernspindeln ebenfalls in der Dotterschicht beobachtet hat (Fig. 29 *nx'*).

Wie auf der einen Seite eine Vermehrung, findet auf der anderen Seite auch wieder eine Verminderung in der Anzahl der Dotterkerne statt, wie von vielen Seiten behauptet wird (Waldeyer, Rückert, Balfour etc.). Es geschieht dies dadurch, dass sich Kerne mit Protoplasma vom Dotter abschnüren und zur Vergrösserung der Zellenscheibe beitragen. Mit Waldeyer können wir sie secundäre Furchungszellen und den ganzen Process als eine Art von Nachfurchung bezeichnen. Durch die Nachfurchung, die sich noch auf späteren Stadien der Entwicklung forterhält, wächst die Keimscheibe auf Kosten des unter ihr gelegenen Dottermaterials. Alles in Allem stellt somit die Schicht, in welcher die Dotterkerne liegen, zwischen dem gefurchten Keim und dem ungefurchten Nahrungsdotter ein wichtiges Bindeglied dar, auf welches ich später noch einmal ausführlicher zurückkommen werde.

Wenn wir zwischen der eben beschriebenen partiellen und der inaequalen Furchung, wie sie beim Froschei vorliegt, einen Vergleich anstellen, so ist es nicht schwer, die erstere von der letzteren abzuleiten und eine Ursache für ihre Entstehung aufzufinden. Die Ursache ist dieselbe, welche auch die Entstehung der inaequalen aus der aequalen Furchung veranlasst hat, es ist die stärkere Ansammlung von Nahrungsdotter, die hiermit Hand in Hand gehende Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der Eisubstanzen und die Veränderung in der Lage des Furchungskerns. Der beim Froschei gleichsam noch in einem Uebergangsstadium befindliche Differenzirungsprocess ist beim Hühnerei zu Ende geführt. Die dort schon am animalen Pole reichlicher angesammelte protoplasmatische Substanz hat sich hier in noch höherem Grade concentrirt und hat sich damit zugleich als eine scheibenförmige, den Furchungskern einschliessende Bildung vom Nahrungsdotter abgesetzt. Dieser, in ungeheurer Menge am entgegengesetzten Pole angehäuft, ist in Folge der Sonderung relativ arm an protoplasmatischer Substanz, welche die Lücken zwischen den grossen Dotterkugeln nur spärlich ausfüllt.

Da nun beim Theilungsprocess die Bewegungserscheinungen vom Protoplasma und Kern ausgehen, das Deutoplasma sich aber passiv verhält, so kann bei den meroblastischen Eiern die active Substanz die passive nicht mehr bewältigen und mit in Stücke zerlegen. Schon beim Froschei macht sich ein Uebergewicht des animalen Pols beim Furchungsprocess bemerkbar; in seinem Bereich liegt der Kern, treten die Protoplasmastrahlen auf, fängt die erste und zweite Theilungsebene sich zu bilden an, während sie am vegetativen Pole zuletzt durchschneidet; ferner laufen hier während der späteren Stadien die Theilungsprocesse rascher ab, so dass ein Gegensatz zwischen

kleineren animalen und grösseren vegetativen Zellen entsteht. Beim Hühnerei ist schliesslich das Uebergewicht des animalen Poles auf das schärfste durchgeführt. Die Theilungsfurchen beginnen nicht nur hier, sondern bleiben auch auf den an ihn angrenzenden Bezirk beschränkt. Auf der einen Seite erhalten wir so eine Scheibe aus kleinen animalen Zellen, auf der anderen Seite eine mächtige ungetheilte Dottermasse, welche den grösseren vegetativen Zellen des Froscheies entspricht. Dieselbe schliesst auch in der auf die Keimscheibe folgenden Zone eine Anzahl Dotterkerne ein, welche den Kernen der vegetativen Zellen des Froscheies gleichwerthig sind.

In derselben Weise wie bei den Vögeln gestaltet sich der Furchungsprocess bei den Knochenfischen, den Elasmobranchiern und den Reptilien, während die Eier der Ganoiden zwischen der partiellen und der inaequalen Furchung einen interessanten Uebergang vermitteln.

II^{b}. Die partielle superficiale Furchung.

Die zweite Unterart der partiellen Furchung ist im Stamm der Arthropoden sehr häufig und tritt bei den centrolecithalen Eiern auf, bei denen eine central gelegene Dottermasse von einer Rindenschicht von Bildungsdotter eingeschlossen ist. Mannigfache Variationen sind hier möglich, sowie sich auch Uebergänge zur aequalen und inaequalen Furchung finden. Wenn der Verlauf ein recht typischer ist, so liegt der Furchungskern, von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Eies im Nahrungsdotter; hier theilt er sich in 2 Tochterkerne, ohne dass eine Theilung der Eizelle auf dem Fuss folgt. Die Tochterkerne theilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne und so weiter, während das Ei als Ganzes immer noch ungetheilt bleibt. Später rücken die Kerne weit auseinander, steigen allmählich an die Oberfläche empor und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmässigen Abständen von einander anordnen. Jetzt erst erfolgt auch am Ei der Furchungsprocess, indem die Rindenschicht in so viele Zellen zerfällt, als Kerne in ihr liegen, während der centrale Dotter ungetheilt bleibt. Letzterer ist daher plötzlich von einer aus kleinen Zellen gebildeten Blase oder einer Keimhaut eingeschlossen. Anstatt eines polständigen (telolecithalen) haben wir hier einen mittelständigen (centrolecithalen) Dotter.

Nachdem wir mit den verschiedenen Arten des Furchungsprocesses bekannt geworden sind, wird es zweckmässig sein, noch einen Augenblick bei dem Resultat desselben zu verweilen. Je nachdem der Furchungsprocess in der einen oder der anderen der 4 beschriebenen Weisen verläuft, entsteht als Resultat desselben ein Zellenhaufen mit entsprechenden characteristischen Merkmalen. Aus der aequalen Furchung entsteht ein kugeliger Keim mit annähernd gleich grossen Zellen, (Amphioxus, Säugethiere) (Fig. 24, Seite 42), aus der inaequalen sowie aus der discoidalen Furchung geht eine Keimform mit polarer Differenzierung hervor. Dieselbe gibt sich in ersterem Fall (Cyclostomen, Amphibien) darin kund, dass am animalen Pole kleine Zellen, am entgegengesetzten vegetativen grosse dotterreiche Elemente vorgefunden

werden (Fig. 26, 32, 64, Seite 45). Im anderen Falle (Fig. 29, Seite 48) ist der vegetative Pol durch eine ungetheilte Dottermasse eingenommen, in deren oberflächlichster Schicht Kerne liegen (Fische, Reptilien und Vögel). Aus der superficialen Furchung endlich entwickelt sich ein Keim mit einem Zellenmantel, der eine ungetheilte Dottermasse umschliesst (Arthropoden).

Der vielzellige Keim geht bald auf früheren, bald erst auf späteren Stadien des Furchungsprocesses weitere Veränderungen dadurch ein, dass sich in seiner Mitte durch Auseinanderweichen der Embryonalzellen eine kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Furchungshöhle entwickelt. Anfangs eng, weitet sich dieselbe mehr und mehr aus, wodurch die Oberfläche der ganzen Keimform vergrössert wird und ursprünglich central gelegene Zellen an die Oberfläche rücken.

Man hat die solide und die ausgehöhlte Form des Zellenhaufens mit verschiedenen Namen belegt. Von einer Morula oder Maulbeerkugel spricht man, solange die Furchungshöhle noch nicht oder nur wenig ausgebildet ist. Wenn sich dagegen, wie es am Ende des Furchungsprocesses fast stets der Fall ist, ein grösserer Hohlraum entwickelt hat, nennt man den Keim Blastula oder Keimblase. Die letztere zeigt auch wieder je nach dem Dotterreichthum des ursprünglichen Eies und nach der Art des vorausgegangenen Furchungsprocesses eine vierfach verschiedene Gestaltung.

Im einfachsten Fall (Fig. 30) ist die Wand der Blase nur eine Zellenlage stark; die Zellen sind gleich gross und cylindrisch und schliessen dicht zu einem Epithel an einander (viele niedere Thiere, Amphioxus). Bei niederen, wasserbewohnenden Thieren verlassen auf diesem Stadium die Keimblasen die Eihüllen und schwimmen, indem die Cylinderzellen Flimmern auf ihrer Oberfläche entwickeln, in rotirender Bewegung als Flimmerkugeln oder Blastosphären im Wasser herum.

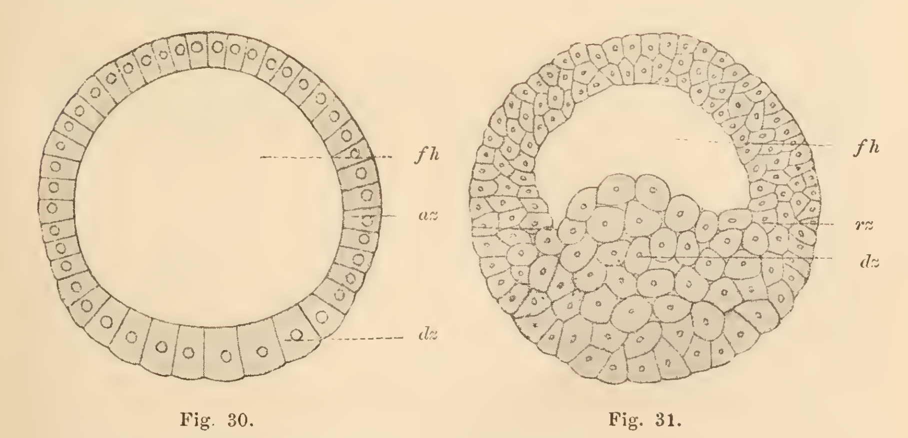


Fig. 30. Fig. 31.

Fig. 30. Keimblase des Amphioxus nach HATSCHECK.

Fig. 31. Keimblase von Triton taeniatus.

fh Furchungshöhle, *dz* dotterreichere Zellen, *az* animale Zellen, *rz* Randzone.

Bei inaequal sich furchenden Eiern wird gewöhnlich die Keimblase von mehreren Zellschichten gebildet, wie beim Frosch und Triton, und zeigt dabei an einzelnen Stellen eine verschiedene Dicke (Fig. 31). Am

animalen Pole ist die Wandung dünn, am vegetativen dagegen so stark verdickt, dass von hier ein Höcker, der aus grossen Dotterzellen zusammengesetzt ist, in die Furchungshöhle weit vorspringt und dieselbe nicht unerheblich einengt.

Am meisten modificirt und daher kaum noch zu erkennen ist die Keimblase der Eier mit partieller discoidaler Furchung (Fig. 32). In Folge des ventralwärts massenhaft angesammelten Dotters ist die Furchungshöhle (*B*) ausserordentlich eingeengt und nur noch als ein schmaler, mit eiweisshaltiger Flüssigkeit erfüllter Spalt erhalten. Dorsalwärts besteht ihre Wand aus den kleinen, durch den Furchungsprocess entstandenen Embryonalzellen (*kz*), die in mehreren Schichten übereinander gehäuft sind, nach der Oberfläche zu fest zusammenschliessen und nach der Tiefe zu lockerer liegen. Den Boden der Furchungshöhle bildet eine Dottermasse, in welcher sich überall zerstreut die vom Furchungsprocess gleichfalls ableitbaren Dotterkerne oder Merocyten (*dk*) vorfinden. Besonders zahlreich sind sie an der Uebergangsstelle der Zellenscheibe in die Dottermasse nachzuweisen.

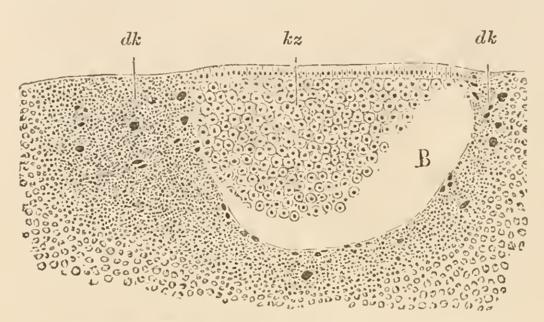


Fig. 32. Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Pristiurus im Blastulastadium nach Rückert. *B* Höhle der Keimblase, *kz* gefurchter Keim, *dk* feinkörniger Dotter mit den Dotterkernen.

Die kernhaltige Dottermasse entspricht ganz offenbar den grossen vegetativen Zellen, die am Amphibienei den Boden der Furchungshöhle bilden (Fig. 31).

Bei der superficialen Furchung kommt es streng genommen nicht zur Entwicklung einer Keimblase, da die Stelle, wo sich die Furchungshöhle entwickeln sollte, von dem Nahrungsdotter ausgefüllt wird. Der letztere bleibt entweder ungetheilt oder zerfällt noch nachträglich wie bei den Insecten in einzelne Dotterzellen.

Geschichte des Furchungsprocesses.

Die Erforschung und das richtige Verständniss des Furchungsprocesses hat mannigfache Schwierigkeiten zu überwinden gehabt. Eine umfangreiche Literatur hat sich über diesen Gegenstand gebildet. Wir beschränken uns darauf, auf die wichtigsten Entdeckungen und auf die Hauptfragen, welche zur Discussion kamen, hinzuweisen.

Die ersten Beobachtungen des Furchungsprocesses wurden am Froschei gemacht. Von kurzen Angaben Swammerdam's und Rösel v. Rosenhof's abgesehen, haben Prevost und Dumas im Jahre 1824 beschrieben, wie am Ei des Frosches in gesetzmässiger Weise Furchen entstehen und wie durch sie die ganze Oberfläche in immer kleiner werdende quadratische Felder zerlegt wird. Die französischen Forscher liessen die Furchen nur auf die Oberfläche des Eies beschränkt sein. Doch schon wenige Jahre später erkannten Rusconi (1826) und C. E. v. Baer, dass den an der Oberfläche sichtbaren Spuren Spalten entsprechen, welche durch die ganze Dotter-

masse hindurchgehen und sie in einzelne Stücke zerlegen. Baer bezeichnete schon richtig den ganzen Furchungsprocess, in welchem er die erste Regung des Lebens erblickte, als Selbsttheilung der Eizelle, verliess aber diesen richtigen Pfad wieder, indem er die Bedeutung der Theilungen darin suchte, dass „alle Dottermassen dem Einflusse der flüssigen und flüchtigen Bestandtheile des befruchtenden Stoffes ausgesetzt werden".

In den nächsten Decennien folgten zahlreiche Entdeckungen des Furchungsprocesses an anderen Objecten. Auch lernte man jetzt die partielle Furchung kennen. Nachdem Rusconi und Vogt sie schon an Fischeiern gesehen, gab Kölliker die erste genaue Beschreibung derselben vom Ei der Cephalopoden im Jahre 1844, vier Jahre später Coste vom Hühnerei.

Die Frage nach der Bedeutung des Furchungsprocesses hat die Forscher lebhaft beschäftigt und zu vielen Controversen Veranlassung gegeben. In eine bestimmte Richtung wurde die Discussion erst mit Begründung der Zellentheorie gelenkt. Es galt sich darüber klar zu werden, ob und in welcher Weise die Furchung ein Zellenbildungsprocess ist. Schwann selbst hat zu dieser Frage, obwohl schon mehrere Beobachtungen über Eitheilung vorlagen, keine feste Stellung genommen. Die Ansichten anderer Forscher gingen Jahrzehnte lang auseinander. Man war uneins darüber, ob das Ei oder das Keimbläschen eine Zelle sei, ob die bei der Furchung entstehenden Theilstücke eine Membran besässen oder nicht und ob man in ihnen Zellen erblicken dürfe oder nicht. In der älteren Literatur finden wir das Keimbläschen und die Kerne der Furchungskugeln vielfach als Embryonalzellen und die umgebende Dottermasse als Umhüllungskugel bezeichnet. Sehr erschwert wurde das Verständniss des Furchungsprocesses auch durch die von Schwann begründete falsche Lehre von der freien Zellbildung aus einem organischen Grundstoff, dem Cytoblastem. Es blieb längere Zeit eine Streitfrage, ob die Gewebszellen des fertigen Organismus direkte Abkömmlinge der Furchungskugeln oder später durch freie Zellbildung aus Cytoblastem entstanden seien. Nachdem auf botanischem Gebiete Naegeli den richtigen Weg eingeschlagen hatte, ist es vor allen Dingen das Verdienst von Kölliker, Reichert, Remak und Leydig gewesen, das Verständniss der Furchung angebahnt und gezeigt zu haben, dass eine freie Zellenbildung nicht stattfindet, sondern alle Elementartheile in ununterbrochener Folge aus der Eizelle durch Theilung hervorgehen.

Was die verschiedenen Arten der Furchung betrifft, so bezeichnete Kölliker dieselben als totale und partielle. Einen erschöpfenderen Ueberblick über dieselben hat v. Beneden in seiner berühmten Untersuchung über die Zusammensetzung und Bedeutung des Eies gegeben und hierbei auch in lichtvoller Weise die Bedeutung des Deutoplasma für die verschiedenen Arten der Furchung auseinandergesetzt. Die von v. Beneden unterschiedenen Categorien der Furchung hat darauf Haeckel wesentlich vereinfacht und hat in der Anthropogenie und in seiner Schrift „die Gastrula und die Eifurchung" das Furchungsschema aufgestellt, das auch unserer Darstellung zu Grunde gelegt ist und nach welchem die totale Furchung in eine aequale und inaequale und die partielle in eine discoidale und superficiale zerfällt. Zugleich hat Haeckel auch die verschiedenen Furchungsarten von einander abzuleiten gesucht, wobei er auf die wichtige Rolle des Nahrungsdotters in entsprechender Weise die Aufmerksamkeit lenkte.

Noch mehr als die äusseren Furchungserscheinungen haben sich die Vorgänge, die sich im Innern des Dotters abspielen, der Beobachtung und einer richtigen Beurtheilung entzogen, so dass wir erst in jüngster Zeit einen befriedigenden Einblick in dieselben gewonnen haben. Zwar hat die

Frage, welche Rolle der Kern bei der Furchung spielt, die Forscher unausgesetzt beschäftigt, doch ohne eine Lösung zu finden. Jahrzehnte lang standen sich in der Literatur zwei Ansichten gegenüber, von denen bald die eine, bald die andere zeitweilig zu einer grösseren Allgemeingeltung gelangt ist. Nach der einen Ansicht, welche von den Botanikern fast allgemein angenommen war und auf thierischem Gebiet hauptsächlich durch Reichert und zuletzt noch durch Auerbach verfochten wurde, soll der Kern vor jeder Theilung verschwinden und sich auflösen, um sich darauf in jedem Tochtersegment wieder von Neuem zu bilden; nach der anderen Ansicht dagegen soll der Kern sich nicht auflösen, vielmehr sich einschnüren, bisquitförmig werden, in zwei Hälften zerfallen und hierdurch die Zelltheilung veranlassen. So lehrten namentlich Zoologen und Anatomen, wie C. E. v. Baer, Joh. Müller, Kölliker, Leydig, Gegenbaur, Haeckel, v. Beneden etc. gestützt auf Erfahrungen, die sie an durchsichtigen Eiern niederer Thiere gemacht hatten.

Licht fiel in die strittige Frage erst von dem Augenblick an, als geeignete Objecte unter Zuhülfenahme stärkerer Vergrösserungen und vor allen Dingen unter Anwendung der modernen Präparationsmethoden (Reagentien und Tinctionen) untersucht wurden.

Einen bemerkenswerthen Fortschritt bezeichnen die Arbeiten von Fol, Flemming, Schneider und Auerbach über die Theilung von Eiern verschiedener Thiere. Zwar lassen sie noch den Kern sich bei der Furchung auflösen, aber sie geben eine genaue und zutreffende Beschreibung der so auffälligen Strahlungen, die beim Unsichtbarwerden des Kerns im Dotter entstehen, und in deren Bereich alsbald während der Einschnürung die Tochterkerne sichtbar werden [1]). Schneider beobachtete Theile des Spindelstadiums.

Bald darauf wurde ein genauer Einblick in die complicirten und eigenthümlichen Kernveränderungen durch drei Untersuchungen gewonnen, die unabhängig und gleichzeitig entstanden, an verschiedenen Objecten vorgenommen waren und kurze Zeit nacheinander von Bütschli, Strasburger und mir veröffentlicht wurden. Durch sie wurde endgültig festgestellt, dass keine Kernauflösung, sondern eine Kernmetamorphose, wie sie oben beschrieben worden ist, bei der Theilung stattfindet. Indem ich gleichzeitig bewies, dass auch der Eikern keine Neubildung ist, sondern von Theilen des Keimbläschens abstammt, ergab sich der wichtige Lehrsatz, dass, wie alle Zellen, so auch alle Kerne des thierischen Organismus von der Eizelle und ihrem Kern in ununterbrochener Folge abzuleiten sind. (Omnis cellula e cellula, omnis nucleus e nucleo). Durch diese Arbeiten wurde zum ersten Male ein Kern- und Zelltheilungsschema gegeben, das sich seitdem im Wesentlichen als richtig herausgestellt hat. Nur in einzelnen Punkten hat es Verbesserungen und Ergänzungen durch Fol, Flemming und van Beneden erfahren.

Fol veröffentlichte eine ausgedehnte monographische Untersuchung des Furchungsprocesses, den er bei vielen wirbellosen Thieren beobachtet hatte. Flemming, der von der Kerntheilung in Gewebszellen ausging, unterschied mit grösserer Schärfe an der Kernfigur den achromatischen und den chromatischen Theil, die sich nicht färbenden Spindelfasern und die ihnen oberflächlich aufliegenden gefärbten Kernfäden und Kern-

1) Strahlenbildungen waren schon früher im Dotter, aber in einer unvollkommenen Weise von verschiedenen Seiten beobachtet worden (von Grube bei Hirudineen, Derbès und Meissner beim Seeigel, Gegenbaur bei Sagitta, Krohn, Kowalevsky und Kupffer bei Ascidien, Leuckart bei Nematoden, Balbiani bei Spinnen, Oellacher bei der Forelle.

schleifen. An letzteren machte er die interessante Entdeckung, dass sie sich bei der Theilung der Länge nach spalten. Rabl fand, dass die Hälften der gespaltenen Fäden nach den Kernpolen auseinanderrücken und die Grundlage der Tochterkerne abgeben. v. Beneden bestätigte diesen Process der Spaltung der Fäden am Ei von Ascaris megalocephala und machte ausserdem noch die wichtige Wahrnehmung, dass von den 4 chromatischen Schleifen, die constant am Furchungskern zu zählen sind, zwei von der chromatischen Substanz des Spermakerns, die zwei anderen von der chromatischen Substanz des Eikerns abstammen und dass bei der Theilung in Folge der Längsspaltung jeder Tochterkern zwei männliche und zwei weibliche Kernschleifen empfängt. Ausserdem sind über den Furchungsprocess noch mehrere neuere verdienstliche Arbeiten von Nussbaum, Rabl, Carnoy etc. erschienen.

In den letzten Jahren suchte Pflüger durch interessante Experimente darzuthun, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf die Stellung der Theilungsebenen ausübt. Born, Roux und ich dagegen glaubten die Theilungen aus der Organisation der Eizelle selbst erklären zu können. In meiner Schrift: „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen?“ erblickte ich die Ursachen, welche die verschiedene Richtung der Theilungsebenen veranlassen, 1) in der Vertheilung des leichteren Eiplasma und des schwereren Deutoplasma, und 2) in dem Einfluss, welchen die räumliche Anordnung des Eiplasma auf die Stellung der Kernspindel und die Stellung der Kernspindel auf die Richtung der Theilungsebene ausübt.

Zusammenfassung.

1. Beim Furchungsprocess sind die inneren und die äusseren Furchungserscheinungen zu unterscheiden.

2. Die inneren Furchungserscheinungen äussern sich in Veränderungen
   a) des Kerns,
   b) des Protoplasma.

3. Der in Theilung begriffene Kern besteht aus einer achromatischen und einer chromatischen Kernfigur. Die achromatische Figur ist eine aus mehreren Fasern zusammengesetzte Spindel. Die chromatische Figur wird aus V-förmig gebogenen Nucleinfäden gebildet, welche der Mitte der Spindel von aussen aufliegen.

4. Die Theilung des Kerns vollzieht sich in der Weise, dass die Nucleinfäden sich der Länge nach spalten und dass ihre Theilproducte in entgegengesetzter Richtung nach den Spindelenden auseinander weichen und hier wieder in die Bildung eines bläschenförmigen Tochterkerns übergehen.

5. Um die Spindelenden ordnet sich das Protoplasma in Fäden zu einer Strahlenfigur (einem Aster) an, so dass eine Doppelstrahlung oder ein Amphiaster in dem Ei entsteht.

6. Die äusseren Furchungserscheinungen bestehen in der Zerlegung des Eiinhalts in einzelne der Anzahl der Tochterkerne entsprechende Stücke. Sie zeigen verschiedene Modificationen, die von der Anordnung und Vertheilung des Eiplasma und des Deutoplasma abhängig sind, wie sich aus folgendem Furchungsschema ergiebt.

Schema der verschiedenen Arten des Furchungsprocesses.

I. Totale Furchung.

Die meist kleinen Eier enthalten eine geringe oder mässige Menge von Deutoplasma und zerfallen vollständig in Tochterzellen.

1) Aequale Furchung.

Sie findet sich bei Eiern mit geringem und gleichmässig vertheiltem Deutoplasma (alecithal). Durch den Furchungsprocess entstehen im ganzen gleich grosse Theilstücke (Amphioxus, Säugethiere).

2. Inaequale Furchung.

Sie tritt bei Eiern ein, bei denen reichlicher entwickeltes Deutoplasma ungleichmässig vertheilt und nach dem vegetativen Eipole zu concentrirt, der Furchungskern aber excentrisch dem animalen protoplasmareicheren Pole genähert ist. Meist erst vom dritten Theilungsact an werden die Segmente von ungleicher Grösse. (Cyclostomen, Amphibien.)

II. Partielle Furchung.

Die oft sehr grossen Eier enthalten gewöhnlich beträchtliche Mengen von Deutoplasma. In Folge der ungleichen Vertheilung desselben sondert sich der Eiinhalt in einen Bildungsdotter, an dem sich der Furchungsprocess allein vollzieht, und in einen Nahrungsdotter, der ungetheilt bleibt und während der Embryonalentwicklung zum Wachsthum der Organe aufgebraucht wird.

1) Discoidale Furchung.

Sie tritt bei Eiern mit polständigem Nahrungsdotter ein. Der Furchungsprocess bleibt auf den am animalen Pole angesammelten, mit Deutoplasma spärlicher versehenen Bildungsdotter beschränkt, der die Form einer Scheibe hat. Es entsteht daher auch eine Zellenscheibe. (Fische, Reptilien, Vögel.)

2) Superficiale Furchung.

Sie findet sich bei Eiern mit mittelständigem Nahrungsdotter. In typischen Fällen theilt sich allein der in der Mitte des Eies gelegene Kern zu wiederholten Malen. Die so entstehenden zahlreichen Tochterkerne rücken in die den centralen Nahrungsdotter einhüllende Protoplasmarinde, die darauf in so viele Stücke zerfällt, als Kerne in ihr liegen. Es entsteht eine Keimhaut (Arthropoden).

7. Die Richtung und Stellung der ersten Theilungsebenen ist eine streng gesetzmässige, in der Organisation der Zelle begründete; sie wird durch folgende 3 Momente bestimmt:

Erstes Moment. Die Theilungsebene halbirt stets rechtwinkelig die Axe des sich zur Theilung anschickenden Kerns.

Zweites Moment. Die Lage der Kernachse während der Theilung steht in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des umhüllenden Protoplasma.

In einer Protoplasmakugel kann die Achse der central gelagerten Kernspindel in der Richtung eines jeden Radius liegen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser.

In einer kreisrunden Scheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche derselben in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen nur wieder im längsten Durchmesser.

Drittes Moment. Bei inaequal sich furchenden Eiern, die wegen ihres ungleichmässig vertheilten und polständigen Deutoplasma geocentrisch sind und daher eine bestimmte Gleichgewichtslage einnehmen, müssen die beiden ersten Theilungsebenen verticale und die dritte Theilungsebene eine horizontale, oberhalb des Aequators der Eikugel gelegene sein.

Literatur.

Ausser den schon im zweiten Capitel aufgeführten Schriften siehe:

Auerbach. *Organologische Studien. Heft I und Heft II. Breslau* 1874.

C. E. v. Baer. *Die Metamorphose des Eies der Batrachier. Müllers Archiv* 1834.

G. Born. *Ueber die Furchung des Eies bei Doppelbildungen. Breslauer ärztl. Zeitschrift* 1887. *Nr.* 15.

Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés* 1847—1859.

Flemming. *Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X.*

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen 1878.

Derselbe. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXIX.

H. Fol. *Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschrift. Vol. VII.* 1873.

Derselbe. Sur le Développement des Ptéropodes. Archives de Zoologie experimentale et générale. Vol. IV u. V. 1875—76.

Gasser. *Eierstocksei u. Eileiterei des Vogels. Marburger Sitzungsbericht.* 1884.

E. Haeckel. *Die Gastrula und Eifurchung. Jenaische Zeitschrift. Vol. IX.* 1875

Walter Heape. *The development of the mole, the ovarian ovum and segmentation of the ovum. Quarterly journal of microscopical science. New. Ser. Vol.* 26. *S.* 157—174. *Vol.* 27. *S.* 123—165.

Kölliker. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden.* 1844.

Fr. Leydig. *Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Thierwelt und nach ihrer Bedeutung. Oken Isis* 1848.

E. Pflüger. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXI.* 1883.

Derselbe. 2. *Abhandlung. Bd. XXXII.* 1883.

Prevost *u.* **Dumas**. *Ann. des scienc. nat. T. II.*

Rabl. *Ueber Zelltheilung. Morphol. Jahrb. Bd. X.*

A. Rauber. *Furchung u. Achsenbildung bei Wirbelthieren. Zoologischer Anzeiger* 1883. *pag.* 461

Derselbe. Schwerkraftversuche an Forelleneiern. Berichte der naturforsch. Gesellschaft zu Leipzig. 1884.

Reichert. *Der Furchungsprocess und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müller's Archiv.* 1846.

Remak. *Comptes rendus* 1852. *T. XXXV.*

Rusconi. *Sur le developpement de grenouille. Milan* 1826.

Roux. *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig* 1883.

Derselbe. Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883.

Derselbe. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 4. *Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXIX.*

W. Salensky. *Befruchtung u. Furchung des Sterlet-Eies. Zoologischer Anzeiger Nr.* 11. 1878.

Sarasin. *Reifung u. Furchung des Reptilieneies. Arbeiten aus dem zool. Inst. in Würzburg. VI.*

Schneider. *Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. d. oberhessischen Gesellsch. f. Nat- u. Heilk.* 1873.

Strasburger. *Zellbildung und Zelltheilung.* 3. *Aufl. Jena* 1875.

VIERTES CAPITEL.

Allgemeine Besprechung der Entwicklungsprincipien.

Die bisher betrachteten embryonalen Vorgänge hat ein einfaches Princip ausschliesslich beherrscht. Einzig und allein durch die Substanzzerklüftung des Eies oder die Zelltheilung ist der ursprünglich einfache Elementarorganismus in einen Zellenstaat umgewandelt worden. Derselbe zeigt eine denkbar einfachste Form, indem er eine Hohlkugel darstellt, deren Wand aus einer einfachen oder mehrfachen Schicht von Epithelzellen gebildet wird. Um aus diesem einfachen Organismus complicirtere Formen mit ungleichartigen Organen zu erzeugen, wie die ausgebildeten Thiere sind, reicht das einfache Princip der Zelltheilung nicht aus; weitere Fortschritte in der Entwicklung können von jetzt ab nur dadurch herbeigeführt werden, dass noch zwei andere gleichfalls sehr einfache Principien in Wirksamkeit treten, nämlich das Princip des ungleichen Wachsthums einer Zellmembran und das Princip der Arbeitstheilung und der damit in Zusammenhang stehenden histologischen Differenzirung.

Fassen wir zunächst das **Princip des ungleichen Wachsthums** näher in das Auge. Wenn in einer Zellenmembran die einzelnen Elementartheile sich gleichmässig zu theilen fortfahren, so wird entweder eine Verdickung derselben oder eine Grössenzunahme in der Fläche die Folge davon sein. Das erstere tritt ein, wenn die Theilungsebenen der Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das letztere, wenn sie vertical zu ihr stehen. Bei der Grössenzunahme in der Fläche werden die ursprünglich vorhandenen Zellen durch das Einschieben neuer Tochterzellen gleichmässig und allmählich auseinander gedrängt, da sie ja weich und dehnbar und nur durch eine weiche Kittsubstanz verbunden sind. Nehmen wir nun an, dass ein solches bei der Keimblase während ihrer weiteren Entwicklung allein stattfände, so könnte nichts anderes aus ihr entstehen, als eine nur immer grösser und dicker werdende Hohlkugel von Zellen.

Anders gestaltet sich die Wirkung eines ungleichen Flächenwachsthums. Wenn in der Mitte einer Membran eine Zellengruppe allein sich zu wiederholten Malen in kurzer Zeit durch verticale Ebenen theilt, so wird sie plötzlich eine viel grössere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird in Folge dessen einen energischen Wachsthumsdruck auf die Zellen der Umgebung ausüben und sie auseinander zu drängen versuchen. In diesem Falle aber wird ein Auseinanderweichen der benachbarten Zellen, wie beim langsamen und gleichmässig vertheilten interstitiellen Wachsthum, nicht möglich sein; denn es wird

die sich passiv verhaltende Umgebung gleichsam einen festen Rahmen, wie His sich ausgedrückt hat, um den sich dehnenden Theil bilden, der in Folge beschleunigten Wachsthums eine grössere Oberfläche für sich beansprucht. Er muss sich mithin in anderer Weise Platz schaffen und seine Oberfläche dadurch vergrössern, dass er aus dem Niveau des passiven Theils nach der einen oder andern Richtung heraustritt und eine Falte hervorruft. Letztere wird sich noch weiter vergrössern und über das ursprüngliche Niveau weiter erheben, wenn die lebhafteren Zelltheilungsprocesse in ihr andauern. So ist jetzt durch ungleiches Wachsthum aus der ursprünglich gleichartigen Zellenmembran ein neuer für sich unterscheidbarer Theil oder ein besonderes Organ entstanden.

Wenn die sich einfaltende Membran, wie es bei der Keimblase der Fall ist, einen Hohlraum umschliesst, so sind bei der Faltenbildung zwei Fälle denkbar. Erstens kann sich die Membran in das Innere des Körpers hineinfalten, welchen Vorgang man in der Entwicklungsgeschichte als Invagination oder Einfaltung bezeichnet. Zweitens kann durch Ausstülpung eine Falte entstehen, welche über die Oberfläche des Körpers frei hervorragt.

Im ersten Falle sind im Einzelnen zahlreiche Variationen möglich, so dass die verschiedenartigsten Organe, wie z. B. die Drüsen des thierischen Körpers, Theile von Sinnesorganen, das Centralnervensystem u. s. w. gebildet werden.

Bei der Entstehung der Drüsen stülpt sich ein kleiner, kreisförmig umschriebener Theil einer Zellenmembran in das Innere des Körpers in das unterliegende Gewebe als ein Hohlcylinder (Fig. 33 1 u. 4) hinein und kann durch fortgesetztes Wachsthum eine bedeutende Länge erreichen. Hierbei geht die Einstülpung entweder in die tubulöse oder in die acinöse Drüsenform über. Besitzt der Drüsenschlauch vom Ursprung bis zum blinden Ende nahezu gleichmässige Dimensionen, so erhalten wir die einfache tubulöse oder röhrenförmige Drüse (Fig. 33 1) (die Schweissdrüsen der Haut, Lieberkühn'sche Drüsen des Darms). Von ihr unterscheidet sich die acinöse Drüsenform dadurch, dass der eingestülpte Schlauch nicht gleichmässig weiterwächst, sondern sich an seinem Ende zu einem Sacke (*db*) ausweitet (Fig. 33 5), während der Anfangstheil eng und röhrenförmig bleibt und als Ausführungsgang (*a*) dient. Complicirtere Drüsenformen treten in die Erscheinung, wenn am einfachen Drüsenschlauch sich dieselben Processe, welchen er seine Entstehung verdankt, wiederholen, wenn an einer kleinen Stelle desselben abermals ein lebhafteres Wachsthum stattfindet

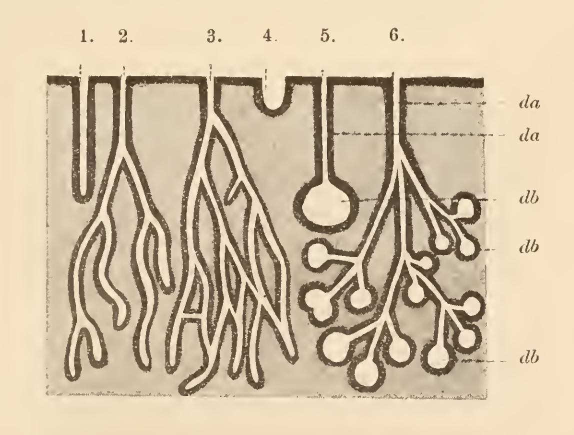


Fig. 33. Schema der Drüsenbildung.

1. einfache tubulöse Drüse, 2. verzweigte tubulöse Drüse, 3. verzweigte tubulöse Drüse mit netzförmigen Verbindungen; 4 u. 5. einfache acinöse Drüse, *a* Ausführgang, *db* Drüsenbläschen; 6. verzweigte acinöse Drüse.

und eine Partie sich als Seitenschlauch vom Hauptschlauch abzusetzen beginnt (Fig. 33, 2 u. 6). Indem derartige Ausstülpungsvorgänge sich vielmals wiederholen, kann die ursprünglich einfache Drüsenröhre die Gestalt eines vielverzweigten Baumes gewinnen, an welchem wir den zuerst gebildeten Theil als Stamm und die durch Sprossung an ihm hervorgewachsenen Theile je nach ihrem Alter und der dem Alter entsprechenden Stärke als Haupt- und Nebenzweige erster, zweiter, dritter und vierter Ordnung unterscheiden. Je nachdem nun hier die hervorsprossenden Seitenschläuche röhrenförmig bleiben oder sich wieder sackartig ausweiten, entsteht die zusammengesetzte tubulöse Drüse (Fig. 33, 2), (Nieren, Hoden, Leber), oder die zusammengesetzte acinöse Drüse (Fig. 33, 6), (Talgdrüsen der Haut, Schleimdrüsen, Speicheldrüsen, Pancreas).

Wieder andere Formen nimmt der sich einstülpende Theil einer ursprünglich glatt ausgebreiteten Membran bei der Bildung von Sinnesorganen und vom Centralnervensystem an. Der die Nervenendigung tragende Theil des Gehörorgans zum Beispiel oder das häutige Labyrinth entwickelt sich aus einer kleinen Strecke der Körperoberfläche, die, indem sie eine besondere Wachsthumsenergie erhält, sich zu einer kleinen Grube einsenkt (Fig. 34). Die Ränder des Hörgrübchens wachsen hierauf einander entgegen, so dass sich dieses mehr und mehr in ein Säckchen umbildet, das nur noch durch eine enge Oeffnung an der Körperoberfläche ausmündet (Fig. 34 *a*). Schliesslich wächst auch noch die enge Oeffnung zu. Aus dem Hörgrübchen ist ein allseitig geschlossenes Hörbläschen (*b*) entstanden, das sich hierauf von seinem Mutterboden, dem Epithel der Körperoberfläche, ganz ablöst. Später gewinnt dasselbe ebenfalls nur durch ungleiches Wachsthum einzelner Abschnitte, durch Einschnürungen und verschiedenartige Ausstülpungen eine so ausserordentlich complicirte Gestalt, dass es den Namen des häutigen Labyrinthes mit Fug und Recht erhalten hat, wie in einem anderen Capitel noch ausführlich gezeigt werden wird.

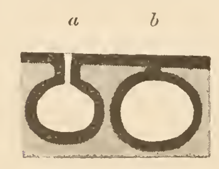


Fig. 34. Schema der Bildung des Hörbläschens.
a Hörgrübchen, *b* Hörbläschen, das durch Abschnürung entstanden ist und mit dem äusseren Keimblatt noch durch einen soliden Epithelstiel zusammenhängt.

Als letztes Beispiel einer Einstülpung möge die Entwicklung des Centralnervensystems dienen. Dasselbe erscheint am Anfang der Entwicklung als ein in der Längsachse des embryonalen Körpers gelegener Theil der oberflächlichen Zellenmembran, der sich durch eine grössere Dicke vor seiner Umgebung auszeichnet und als Medullarplatte unterschieden wird (Fig. 35 *A*, *mp*). Indem dieselbe rascher wächst als ihre Umgebung, krümmt sie sich zu einer erst flachen Rinne, der Medullarfurche, ein. Dieselbe vertieft sich bei weiterer Substanzzunahme. Hierbei erheben sich die Ränder der Furche (Fig. 35 *A*, *mf*), an welchen die dickere gekrümmte Medullarplatte in den dünneren Theil der Zellenmembran übergeht, über das Niveau der letzteren ein wenig empor und werden zu den sogenannten Medullarfalten. Später (Fig. 35 *B*) wachsen dieselben (*mf*) einander entgegen und legen sich mit ihren Rändern an einander, so dass die Medullarfurche nunmehr zu einer Röhre wird, die durch einen engen Längsspalt vorübergehend noch nach aussen geöffnet ist. Schliesslich schwindet auch dieser Spalt (Fig. 35 *C*),

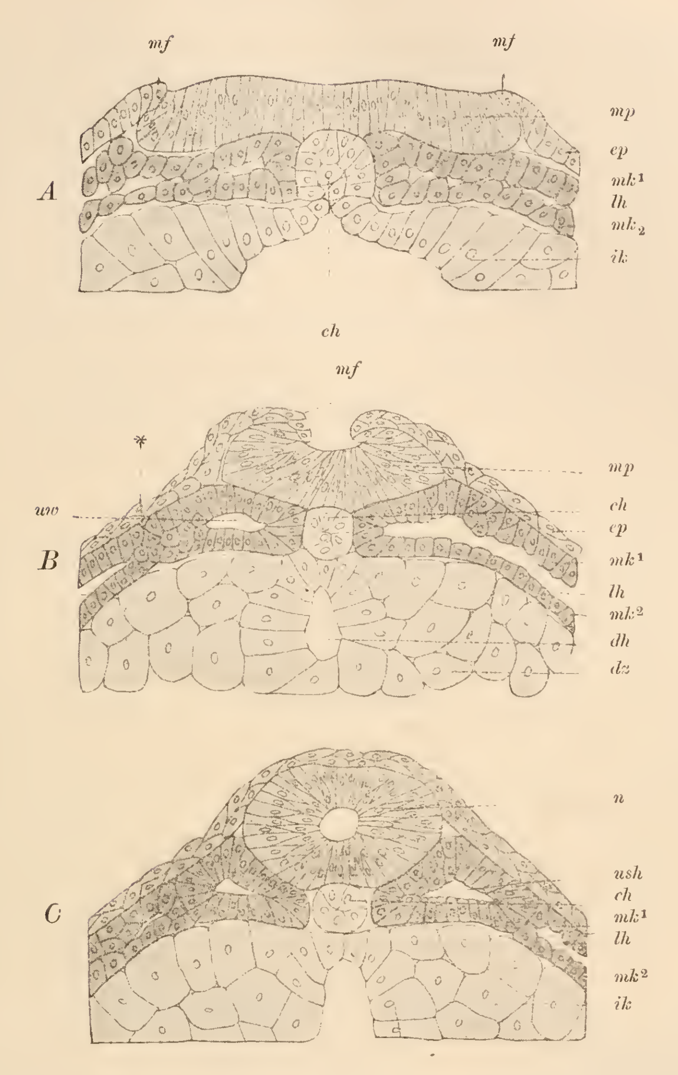


Fig. 35 Querschnitte durch die Rückenhälfte von 3 Tritonlarven.

A Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarfalten *mf* hervorzutreten beginnen.

B Querschnitt durch ein Ei, dessen Medullarfurche dem Verschluss nahe ist.

C Querschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Nervenrohr und wohl entwickelten Ursegmenten. *mf* Medullarfalten, *mp* Medullarplatte, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *ep* Epidermis oder Hornblatt, *mk* mittleres Keimblatt, mk^1 parietales, mk^2 viscerales Mittelblatt, *ik* inneres Keimblatt, *ush* Ursegmenthöhle.

die Ränder der Falten verwachsen, das geschlossene Medullarrohr (*n*) löst sich hierbei wie das Hörbläschen längs der Verwachsungsstelle oder Naht von der Zellenmembran, von der es ursprünglich ein Bestandtheil gewesen ist, vollständig ab und wird zu einem ganz selbständigen Organ (*n*).

Betrachten wir jetzt noch etwas näher den Mechanismus der Verwachsung und Ablösung des Nervenrohres.

Die beiden Medullarfalten setzen sich aus zwei Blättern zusammen, die am Faltenrand in einander umbiegen, aus der dickeren, die Rinne oder das Rohr begrenzenden Medullarplatte (*mp*) und aus dem dünneren nach aussen gelegenen Hornblatt (*ep*). Wenn sich nun die Falten an einander legen, verschmelzen sie nicht nur längs einer schmalen Kante, sondern in so breiter Ausdehnung, dass sich Hornblatt mit Hornblatt und die Ränder der Medullarplatte unter einander verbinden. Das so entstandene Medullarrohr und das darüber hinweg ziehende geschlossene Hornblatt hängen noch längs der Verwachsungsnaht durch eine intermediäre Zellenmasse zusammen. Bald aber findet längs derselben eine Trennung statt, indem der intermediäre Substanzstreifen immer schmäler wird und ein Theil desselben sich dem Hornblatt, ein Theil dem Medullarrohr anschliesst. So greifen bei der Nahtbildung Verschmelzungs- und Trennungsprocesse fast gleichzeitig in einander, ein Vorgang, der auch bei anderen Einstülpungen sich vielfach wiederholt, wie bei der Abschnürung des Gehörbläschens, des Linsensäckchens u. s. w.

Das selbständig gewordene Nervenrohr gliedert sich später noch in mannigfacher Weise durch Faltenbildung in Folge ungleichen Flächenwachsthums namentlich in seinem vorderen erweiterten Abschnitt, der zum Gehirn wird. Aus diesem bilden sich durch vier Einschnürungen fünf hinter einander gelegene Hirnblasen, und von diesen ist wieder die vorderste, die zum Grosshirn mit seinen complicirten Furchen und Windungen erster, zweiter und dritter Ordnung wird, ein classisches Beispiel, wenn es zu zeigen gilt, wie durch den einfachen Process der Faltenbildung ein ausserordentlich reichgegliedertes Organ mit verwickelter Formbildung entstehen kann.

Neben der Einstülpung spielt bei der Formgebung des thierischen Körpers die zweite Art der Faltenbildung, die auf einem Ausstülpungsprocess beruht, eine nicht minder wichtige Rolle und bedingt nach aussen hervortretende Fortsätze der Körperoberfläche, welche ebenfalls verschiedene Formen annehmen können (Fig. 36). Bei Wucherung eines kleinen kreisförmigen Bezirks einer Zellmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, wie auf der Zungenschleimhaut die Papillen (*c*), oder im Dünndarm die feinen Zotten (*a*) (Villi intestinales), welche sehr dicht aneinander gelagert eine sammtartige Beschaffenheit der Oberfläche der Darmschleimhaut verleihen. Wie die tubulösen Drüsenschläuche sich reichlich verästeln können, so entwickeln sich hie und da auch aus den einfachen Zotten Zottenbüschel, indem locale Wucherungen das Hervorsprossen von Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen. (Fig. 36 *b*). Wir erinnern an die äusseren Kiemenbüschel verschiedener Fisch- und Amphibienlarven, welche in der Halsgegend frei in das Wasser hineinragen, oder an die durch noch reichere Verzweigung aus-



Fig. 36. Schema der Papillen- und Zottenbildung.
a einfache Papille, *b* verästelte Papille oder Zottenbüschel, *c* einfache Papille, deren Bindegewebsgrundstock in 3 Spitzen ausläuft.

gezeichneten Chorionzotten der Placentalthiere. Auch die Extremitätenbildung ist auf solche nach aussen hervortretende Knospungsprocesse zurückzuführen.

Wenn die Wucherung der Membran längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rande nach aussen gerichtete Kämme oder Falten wie am Dünndarm die Kerkring'schen Falten oder an den Kiemenbögen der Fische die Kiemenblättchen.

Aus den angeführten Beispielen ist klar zu ersehen, wie allein mit dem einfachen Mittel der Ein- und Ausstülpung die reichste Formgestaltung erzielt werden kann. Dabei können die Formen noch durch zwei Processe von mehr untergeordneter Bedeutung modificirt werden, durch Trennungen und durch Verschmelzungen, die an den Zellschichten stattfinden. Blasenförmige und schlauchförmige Hohlräume erhalten Oeffnungen, indem sich an einer Stelle, wo die Blase oder der Schlauch nahe der Körperoberfläche liegt, die trennende Wand verdünnt, bis eine Durchbohrung stattfindet. So entwickeln sich am ursprünglich geschlossenen Darmrohr der Wirbelthiere die Mund- und die Afteröffnung sowie in der Halsgegend die Kiemenspalten.

Noch häufiger wird der entgegengesetzte Process, die Verschmelzung, beobachtet. Sie gestattet mehrere Variationen. Wir haben schon gesehen, wie die Einstülpungsränder sich zusammenlegen und verwachsen können, wie bei der Entwicklung des Hörbläschens, des Darmschlauchs, des Nervenrohrs. Die Verwachsung kann aber auch in grösserer Ausdehnung stattfinden, wenn die einander zugewandten Flächen einer eingestülpten Membran sich mehr oder minder vollständig fest an einander legen und sich so verbinden, dass sie eine einzige Zellenmembran herstellen. Solches geschieht zum Beispiel beim Verschluss der embryonalen Kiemenspalten, bei der Bildung der drei halbcirkelförmigen Kanäle des Gehörorgans oder als pathologischer Process bei der Verlöthung der sich berührenden Flächen seröser Höhlen. Ferner können Verschmelzungen zwischen Schläuchen erfolgen, die mit ihren Spitzen in Berührung kommen, was sehr häufig bei den zusammengesetzten tubulösen Drüsen stattfindet (Fig. 33, 3). Von den zahlreichen aus einem Drüsentubulus hervorgesprossten Seitenästen legen sich einige mit ihren Enden an benachbarte Aeste an, verschmelzen mit ihnen und treten dadurch, dass die Zellen an der Verlöthungsstelle auseinanderweichen, in offene Verbindung. So geht die verzweigte in die netzförmige tubulöse Drüse über, zu der beim Menschen Hoden und Leber gehören.

Neben der Faltenbildung epithelialer Lamellen, welche in hohem Grade variirend die Gliederung der thierischen Körper im Allgemeinen bestimmt, wurde noch als ein zweites Entwicklungsprincip von fundamentaler Bedeutung die Arbeitstheilung und die mit ihr zusammenhängende histologische Differenzirung genannt. Um dieses Princip in seiner Bedeutung für die Entwicklung ganz zu verstehen, müssen wir davon ausgehen, dass sich das Leben aller organischen Körper in einer Summe verschiedener Verrichtungen oder Functionen äussert. Die Organismen nehmen Stoffe von aussen in sich auf, wobei sie das Brauchbare ihrem Körper einverleiben und das Unbrauchbare entfernen (Function der Ernährung und des Stoffwechsels), sie können die Form ihres Körpers durch Zusammenziehung und Ausdehnung verändern (Function der Bewegung), sie sind in der Lage auf äussere Reize zu reagiren (Function der Erregbarkeit), sie besitzen endlich die Fähigkeit, neue Gebilde ihres Gleichen

zu erzeugen (Function der Fortpflanzung). Bei den niedersten vielzelligen Organismen verrichten noch alle einzelnen Theile in gleicher Weise die aufgeführten für das organische Leben nothwendigen Functionen; je höher ausgebildet aber ein Organismus wird, um so mehr sehen wir, dass seine einzelnen Zellen sich in die Aufgaben des Lebens theilen, dass einige vorzugsweise das Geschäft der Ernährung, andere der Bewegung, andere der Reizbarkeit und wieder andere das Geschäft der Fortpflanzung übernehmen, und dass mit dieser Arbeitstheilung zugleich ein höherer Grad der Vollkommenheit, mit welcher die einzelnen Functionen ausgeführt werden, verbunden ist. Die Ausbildung einer besonderen Arbeitsleistung führt stets auch zu einem veränderten Aussehen der Zelle; mit der physiologischen Arbeitstheilung geht stets auch Hand in Hand eine morphologische oder histologische Differenzirung.

Elementartheile, welche das Geschäft der Verdauung besonders besorgen, sind als Drüsenzellen zu unterscheiden; wieder andere, die das Vermögen der Contractilität weiter ausgebildet haben, sind zu Muskelzellen geworden, andere zu Nervenzellen, andere zu Geschlechtszellen u. s. w.; die eine gleiche Verrichtung besorgenden Zellen liegen meist gruppenweise zusammen und stellen ein besonderes Gewebe dar.

So umfasst das Studium der Keimesgeschichte eines Organismus hauptsächlich zwei Seiten; die eine Seite ist das Studium der Formbildung, die zweite das Studium der histologischen Differenzirung. Wir können gleich hinzufügen, dass sich die Formbildung bei den höheren Organismen hauptsächlich in den Anfangsstadien, die histologische Differenzirung in den Endstadien der Entwicklung vollzieht.

Die Kenntniss dieser leitenden Gesichtspuncte wird uns das Verständniss der weiteren Entwicklungsvorgänge wesentlich erleichtern.

FÜNFTES CAPITEL.

Entwicklung der beiden primären Keimblätter. (Gastraeatheorie.)

Die Fortschritte, die auf den nächsten Stadien in der Entwicklung der Keimblase herbeigeführt werden, beruhen in erster Linie auf Faltungsprocessen. Hierdurch entstehen Larvenformen, die sich zunächst aus zwei und später aus vier Epithelmembranen oder Keimblättern aufbauen.

Die aus 2 Keimblättern zusammengesetzte Larvenform heisst die Darmlarve oder Gastrula. Sie besitzt eine hohe entwicklungsgeschichtliche Bedeutung, da sie sich, wie HAECKEL in seiner berühmten Gastraeatheorie gezeigt hat, in jedem der sechs Hauptstämme des Thierreichs findet und so einen gemeinsamen Ausgangspunkt abgiebt, von welchem sich in divergenter Richtung die einzelnen Thierformen ableiten lassen. Wie vier verschiedene Arten von Keimblasen je nach dem Reichthum und der Vertheilungsweise des Dotters unterschieden werden konnten, so ist dasselbe auch bei der Gastrula der Fall. Von einer einfachen Grundform aus sind drei weitere Modificationen entstanden, denen wir mit Ausnahme einer einzigen, welche für viele Arthropoden characteristisch ist, im Stamm der Wirbelthiere begegnen werden.

Die einfachste und ursprünglichste Form, mit deren Betrachtung wir zu beginnen haben, findet sich nur in der Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.

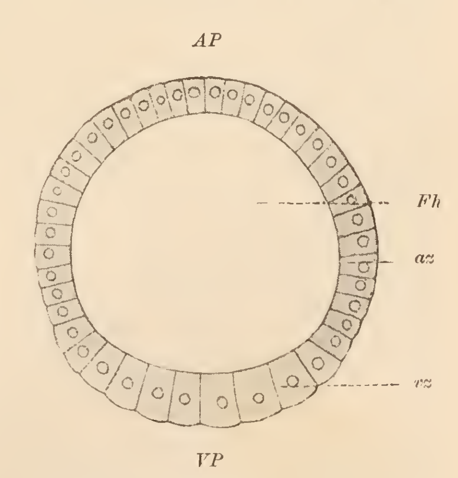


Fig. 37. Keimblase des Amphioxus lanceolatus nach HATSCHEK.
Fh Furchungshöhle, *az* animale, *vz* vegetative Zellen. *AP*, *VP* animaler, vegetativer Pol.

Wie schon früher gezeigt wurde, wird beim Amphioxus die Keimblase von Cylinderzellen begrenzt, die zu einem einschichtigen Epithel fest zusammenschliessen (Fig. 37). An einer Stelle, welche als vegetativer Pol (*VP*) bezeichnet werden kann, sind die Zellen (*vz*) etwas grösser

und durch eingelagerte Dotterkörnchen trüber. An dieser Stelle nimmt der Process der Gastrulabildung seinen Anfang. Die vegetative Fläche beginnt sich zunächst abzuflachen und nach der Mitte der Kugel einzubuchten. Durch Weiterschreiten der Einstülpung wird die Grube tiefer und tiefer, während die Furchungshöhle in demselben Maasse sich verkleinert. Schliesslich legt sich der eingestülpte Theil (Fig. 38 *ik*) unter vollständiger Verdrängung der Furchungshöhle an die Innenfläche des entgegengesetzten, nicht eingestülpten Theiles *ak* der Keimblase an. Als Endresultat ist aus der Kugel mit einfacher Wand ein becherförmiger Keim mit doppelten Wandungen, die Gastrula, entstanden.

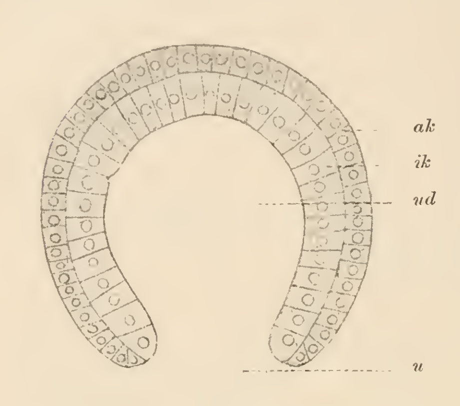


Fig. 38. Gastrula des Amphioxus lanceolatus nach HATSCHEK.
ak äusseres Keimblatt, *ik* inneres Keimblatt, *u* Urmund, *ud* Urdarm.

Die Höhle derselben, welche sich von der Einstülpung herleitet und nicht mit der Furchungshöhle, welche durch sie verdrängt worden ist, verwechselt werden darf, ist der Urdarm (*ud*) oder die Darmleibeshöhle (Coelenteron). Sie öffnet sich nach aussen durch den Urmund (*u*).

Da der Name Urdarm und Urmund leicht eine irrthümliche Vorstellung hervorrufen könnte, so sei, um einer solchen gleich hier schon vorzubeugen, bemerkt, dass der durch die erste Einstülpung entstandene Hohlraum und seine Oeffnung nach aussen dem Darmrohr und dem Mund des ausgewachsenen Thieres nicht gleichwerthig sind. Der Urdarm des Keimes liefert zwar die Grundlage zum Darmrohr, lässt aber ausser ihm noch eine Anzahl anderer Organe, wie hauptsächlich die spätere Brust- und Leibeshöhle aus sich hervorgehen. Die zukünftige Bestimmung des Hohlraumes wird daher besser durch die Bezeichnung „Darmleibeshöhle oder Coelenteron" ausgedrückt. Der Urmund endlich ist bei den Wirbelthieren nur ein vergängliches Gebilde; er schliesst sich später und verschwindet, ohne eine Spur zu hinterlassen, während der bleibende oder secundäre Mund sich ganz neu bildet.

Die beiden Zellenschichten des Bechers, welche am Rande des Urmundes in einander umbiegen, heissen die beiden primären Keimblätter und werden nach ihrer Lage als das äussere (*ak*) und als das innere (*ik*) unterschieden. Während bei der Keimblase die einzelnen Zellen von einander noch wenig verschieden sind, beginnt mit dem Process der Gastrulabildung sich eine Arbeitstheilung zwischen den beiden Keimblättern geltend zu machen, was bei den frei herumschwimmenden Larven wirbelloser Thiere zu erkennen ist. Das äussere Keimblatt (*ak*) (auch Ektoblast oder Ektoderm genannt) dient als Körperbedeckung, ist zugleich Organ der Empfindung und vermittelt in dem Falle, wo sich Flimmern auf den Zellen entwickeln, wie beim Amphioxus, die Fortbewegung. Das innere Keimblatt (*ik*) (Entoblast oder Entoderm) kleidet die Darmleibeshöhle aus und besorgt die Nahrungsaufnahme. Beide Zellschichten stehen somit in einem Gegensatz zu einander im Hinblick sowohl auf ihre Lage als auch auf

ihre Function, da eine jede eine besondere Aufgabe übernommen hat. In dieser Hinsicht sind sie von C. E. v. Baer als die beiden Ur- oder Primitivorgane des thierischen Körpers bezeichnet worden. Sie bieten uns ein sehr lehrreiches, weil sehr einfaches Beispiel für die Entstehungsweise zweier Organe aus einer einheitlichen Anlage. Durch die Einstülpung sind die gleichartigen Zellen der Kugeloberfläche in verschiedene Beziehungen zur Aussenwelt gebracht worden und haben demgemäss verschiedene Entwicklungsbahnen eingeschlagen und sich besonderen, den neuen Verhältnissen entsprechenden Aufgaben anpassen müssen.

Die Sonderung des embryonalen Zellenmaterials in die beiden Primitivorgane Baer's ist für die ganze weitere Entwicklungsrichtung der einzelnen Zellen von ausschlaggebender Bedeutung. Denn auf jedes der beiden Primitivorgane ist eine ganz bestimmte Summe der definitiven Organe des Körpers zurückzuführen. Um dieses wichtige Verhältniss gleich in das rechte Licht zu setzen, sei erwähnt, dass das äussere Keimblatt den epithelialen Ueberzug des Körpers, die Epidermis mit Drüsen und Haaren, die Anlage des Nervensystems und die functionell wichtigsten Theile der Sinnesorgane liefert. Deswegen legten ihm die älteren Embryologen den Namen des Hautsinnesblattes bei; das innere Keimblatt dagegen wandelt sich in die übrigen Organe des Körpers um, in den Darm mit den Drüsen, in die Leibeshöhle, in die Muskeln u. s. w.; es sondert sich demnach in die weitaus überwiegende Masse des Körpers und hat während der Entwicklung die meisten und einschneidendsten Metamorphosen durchzumachen [1]).

Ganz ähnliche Larvenformen wie beim Amphioxus sind auch bei wirbellosen Thieren aus dem Stamm der Coelenteraten, Echinodermen, Würmer und Brachiopoden beobachtet worden. Sie verlassen meist schon auf diesem Stadium die Eihülle, um sich mit Flimmern im Wasser fortzubewegen; auch können sie schon jetzt Nahrungsbestandtheile, kleine Infusorien, Algen oder Reste grösserer Thiere durch den Urmund in den verdauenden Hohlraum aufnehmen und zum weiteren Wachsthum ihres Körpers verwenden. Hierbei werden die unbrauchbaren, weil nicht verdaulichen Stoffe wieder auf demselben Wege aus dem Körper ausgestossen. Bei den höheren Thieren ist eine Nahrungsaufnahme zu dieser Zeit nicht nur unmöglich, sondern auch überflüssig, weil das Ei und die aus ihm entstandenen Embryonalzellen noch Dotterkörnchen, die langsam aufgebraucht werden, enthalten.

Auf die einfacheren Verhältnisse des Amphioxus sind die Modificationen, welche die Gastrulabildung bei den Amphibien erfährt, unschwer zurückzuführen. Beim Wassersalamander, der uns bei der Darstellung als Beispiel dienen soll, ist die eine Hälfte der Keimblase (Fig. 39), welche man die animale nennt, dünnwandig und wird aus kleinen (beim Frosch schwarz pigmentirten) Zellen zusammengesetzt, welche in 2 bis 3 Lagen über einander liegen. Die andere oder vegetative Hälfte (*dz*) zeigt eine stark verdickte Wandung aus viel grösseren

1) Das äussere und das innere Keimblatt als animales und vegetatives zu unterscheiden, wie es früher geschehen und auch jetzt noch geschieht, ist nicht richtig und sollte mithin aufgegeben werden. Denn die quergestreifte Körpermusculatur, welche zu den animalen Organen des Körpers gehört, stammt nicht, wie man früher auf Grund falscher Beobachtungen glaubte, von dem äusseren, vielmehr, wie jetzt von vielen Seiten festgestellt ist, vom primären inneren Keimblatt ab.

dotterreichen polygonalen Zellen (*dz*), welche, in vielen Lagen locker zusammengehäuft, einen hügeligen Vorsprung in den so eingeengten Hohlraum (*fh*) der Keimblase bedingen. Wo die ungleich differenzirten Hälften zusammentreffen, vermitteln Zellen, welche Götte als Randzone (*Rz*) bezeichnet hat, einen Uebergang. Da die animale Hälfte ihrer ganzen Zusammensetzung nach ein viel geringeres specifisches Gewicht als die entgegengesetzte Hälfte besitzt, ist sie im Wasser ausnahmslos nach oben gerichtet. Erstere bildet die dünnere Decke, letztere den stark verdickten Boden der excentrisch gelegenen Furchungshöhle.

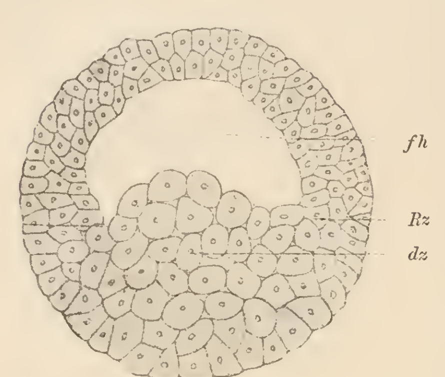


Fig. 39. Keimblase von Triton taeniatus.
fh Furchungshöhle, *dz* Dotterzellen, *Rz* Randzone.

Wenn die Gastrula sich zu entwickeln beginnt, erfolgt die Einstülpung seitlich an einer Stelle der Randzone (Fig. 40, *u*) und macht sich äusserlich durch eine scharfe, später hufeisenförmig gekrümmte Furche bemerkbar, die auf ihrer einen Seite durch kleine (beim Frosch schwarz pigmentirte) Zellen, auf der anderen Seite durch grosse helle Elemente begrenzt wird. An dem spaltförmigen Urmund stülpen sich (Fig. 41, *u*) an seiner dorsalen Lippe (*dl*) kleine Zellen, an seiner ventralen Lippe (*vl*) die grossen, dotterreichen Elemente der vegetativen Hälfte in das Innere der Keimblase hinein und bilden die einen die Decke, die anderen den Boden vom Urdarm (*ud*). Dieser erscheint in den ersten Stadien der Einstülpung nur als ein enger Spalt neben der weiteren Furchungshöhle (*fh*), bald aber verdrängt er dieselbe vollständig und dehnt sich dabei am Grund der Einstülpung zu einem weiten Sack aus, während er nach dem Urmund zu immer eng und spaltförmig bleibt. Da der Urdarm der Amphibien zuerst von dem italienischen Naturforscher Rusconi beobachtet worden ist, findet er sich in älteren Schriften gewöhnlich als die Rusconi'sche Nahrungshöhle, sowie der Urmund als der Rusconi'sche After aufgeführt.

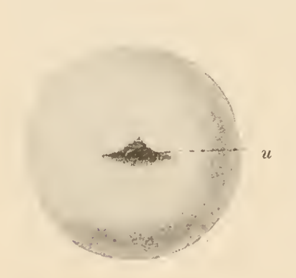


Fig. 40. Ei von Triton, das sich zur Gastrula entwickelt, von der Oberfläche gesehen.
u Urmund.

Am Schluss des Einstülpungsprocesses ist die ganze Dottermasse oder die vegetative Hälfte der Keimblase in das Innere zur Begrenzung der Urdarmhöhle aufgenommen und dabei von einer Schicht kleiner Zellen umwachsen worden. Beim Frosch sieht jetzt die gesammte Oberfläche des Keims, da hier die kleinen Zellen stark pigmentirt sind, dunkelschwarz aus, mit Ausnahme einer etwa stecknadelkopfgrossen Stelle, die dem Urmund entspricht. Hier nämlich ragt ein Theil der hellen Dottermasse aus dem Urdarm nach aussen hervor und verschliesst

den Eingang zu ihm gleichsam wie ein Pfropf, daher er auch den bezeichnenden Namen des Dotterpropfes führt.

Von den beiden Keimblättern der Gastrula verdünnt sich später das äussere beim Wassersalamander zu einer einfachen Lage regelmässig angeordneter, cylindrischer Zellen, beim Frosch dagegen wird es von 2 bis 3 Lagen kleiner, zum Theil cubischer, stark pigmentirter Elemente gebildet. Das innere Keimblatt besteht an der Decke des Urdarmes gleichfalls aus kleinen (beim Frosch pigmenthaltigen) Zellen, an der anderen Seite aus den grossen Dotterzellen, die in vielen Lagen zusammengehäuft einen weit in den Urdarm hineinspringenden und ihn zum Theil ausfüllenden Hügel bedingen. Hierdurch muss die Gastrula der Amphibien wieder im Wasser eine bestimmte Ruhelage einnehmen, da die Dottermasse als der schwerere Theil sich immer am tiefsten einstellt.



Fig. 41. Längsdurchschnitt durch ein Ei von Triton mit beginnender Gastrulaeinstülpung. *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt; *fh* Furchungshöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dl*, *vl* dorsale, ventrale Lippe des Urdarms.

Der Keim der Amphibien ist jetzt schon ein vollständig bilateral symmetrischer Körper. Die durch den Dotter verdickte Wand der Gastrula wird zur Bauchseite des späteren Thieres, die entgegengesetzte nach oben gerichtete Wand oder die Decke des Urdarms wird zum Rücken. Der Urmund bezeichnet uns, wie sich weiterhin ergeben wird, das hintere Ende und der entgegengesetzte Theil den Kopf. Es lassen sich also durch die Gastrula eine Längsaxe, eine dorsoventrale und eine quere Axe hindurchlegen, die den späteren Axen des Thieres entsprechen. Diese bei den Amphibien so früh hervortretende bilaterale Symmetrie ist einzig und allein auf die Ansammlung von Dottermaterial und auf seine Anhäufung in der ventralen Seite des Urdarms zurückzuführen.

Die Entwicklung der Amphibien kann uns die Brücke bilden für das Verständniss der viel stärker abgeänderten Form, welche die Gastrula bei den Eiern mit partieller Furchung in den Classen der Elasmobranchier, der Teleostier, der Reptilien und Vögel gewinnt.

Am durchsichtigsten liegen noch die Verhältnisse bei den Elasmobranchiern. Was wir an der Keimblase der Amphibien als Decke der Furchungshöhle beschrieben haben, ist bei der Keimblase der Elasmobranchier (Fig. 42) eine kleine Scheibe embryonaler Zellen (*kz*), welche mit ihrem Rand in die ausserordentlich voluminöse und nicht in Zellen abgetheilte, aber kernhaltige Dottermasse (*dk*) übergeht. Letztere entspricht den Dotterzellen der Amphibien und stellt wie diese den Boden der Furchungshöhle (*B*) her. Keimscheibe und Dotter bilden also zusammen eine Blase mit einer verschwindend kleinen Höhle (*B*) und einer sehr dicken und sehr ungleich differenzirten Wandung. Ein sehr

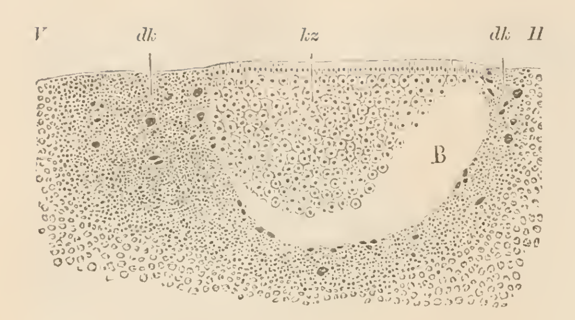


Fig. 42. Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Pristiurus im Keimblasenstadium nach Rückert. Rechts liegt das embryonale hintere Ende. *B* Furchungshöhle, *dk* Dotterkerne, *kz* Keimzellen, *V*, *H* vorderer, hinterer Rand der Keimscheibe.

kleiner Theil der letzteren, die Keimscheibe, ist in Zellen zerfallen. Der viel grössere und dickere Abschnitt ist Dottermasse, die in der Umgebung der Höhle Kerne enthält, aber nicht in Zellen zerfallen ist.

Wie bei den Amphibien beginnt auch hier die Gastrulabildung an dem späteren hinteren Ende (*H*) des Embryo an einem kleinen Abschnitt der Uebergangszone oder des Keimscheibenrandes, an welchem die oberflächlichsten Zellen Cylinderform angenommen haben und fest zusammengeschlossen sind (Fig. 42). Derselbe stülpt sich (Fig. 43)

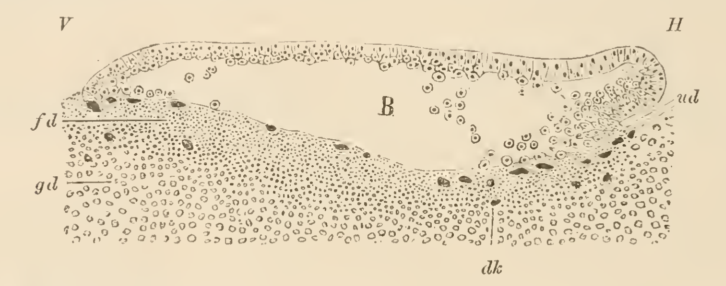


Fig. 43. Medianschnitt durch eine Keimscheibe nach Pristiurus, in welcher die Gastrulaeinstülpung beginnt, nach Rückert.

ud erste Anlage des Urdarms, *B* Furchungshöhle, *dk* Dotterkerne, *fd* feinkörniger Dotter, *gd* grobkörniger Dotter, *V*, *H* vorderer, hinterer Rand der Keimscheibe.

nach der Furchungshöhle (*B*) zu ein, so dass ein kleiner Urdarm (*ud*), wie der nebenstehende Durchschnitt zeigt, und ein kleiner Urmund deutlich erkennbar werden. An der Einstülpung betheiligt sich auch der angrenzende Dotter, indem im Bereich der Uebergangszone die von Protoplasma umgebenen Dotterkerne (*dk*) selbständig werden, als Rundzellen in die Furchungshöhle mit hineinwachsen und zur Entstehung des inneren Keimblatts in ähnlicher Weise beitragen, wie bei den Amphibien die vegetativen Zellen, welche an der unteren Lippe des Urmunds mit in die Furchungshöhle eingestülpt werden. Immer mehr wird die Furchungshöhle (*B*) dadurch verdrängt, dass sich an ihre ursprüngliche Decke die von hinten nach vorn einwachsenden Zellen als geschlossene Schicht anlegen. Auch bei den Elasmobranchiern wird mithin die Keimscheibe durch Einstülpung zweiblätterig. Sie liegt dem Dotter so dicht auf, dass der Urdarm höchstens als Spalt erscheint.

Die colossale Mächtigkeit des Dotters bedingt einen wichtigen Unterschied zwischen der Gastrulabildung der Elasmobranchier und der Amphibien. Bei diesen wurde ziemlich rasch die Masse der Dotterzellen

mit eingestülpt und zur ventralen Wand des Urdarms verwandt. Bei den Elasmobranchiern vollzieht sich die Aufnahme des Dotters in das Körperinnere erst sehr langsam (in einer später noch genauer darzustellenden Weise), so dass lange Zeit die zweischichtige Gastrula gleichsam einen durch Dottermasse ausgefüllten Defect aufweist.

An die Eier der Elasmobranchier schliessen sich in ihrer ganzen Entwicklungsweise am meisten die Eier der Knochenfische, Reptilien und Vögel an. Doch ist hier die Bildung der beiden Keimblätter viel weniger klar gestellt als dort, was zum Theil daran liegt, dass die Untersuchung mit grösseren Schwierigkeiten verknüpft ist. Namentlich hat die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter beim Hühnchen nicht nur seit Decennien viele Forscher beschäftigt, sondern dabei auch zu vielfachen Controversen Veranlassung gegeben. Beim jetzigen Stand der gesammten Keimblattfrage wird man aber mit Recht voraussetzen dürfen, dass der Entwicklungsgang bei den oben aufgeführten Classen der Wirbelthiere im Princip und im Wesentlichen mit demjenigen der Amphibien und Elasmobranchier übereinstimmen wird. Da das Hühnchen in der Geschichte der Embryologie eine so hervorragende Rolle gespielt hat und geradezu als classisches Untersuchungsobject bezeichnet worden ist, scheint es geboten, auch auf die Befunde, welche das Hühnerei auf dem Gastrula-Stadium darbietet, in Kürze einzugehen und dabei auch einiger an den Eiern der Reptilien gesammelter wichtiger Befunde zu gedenken.

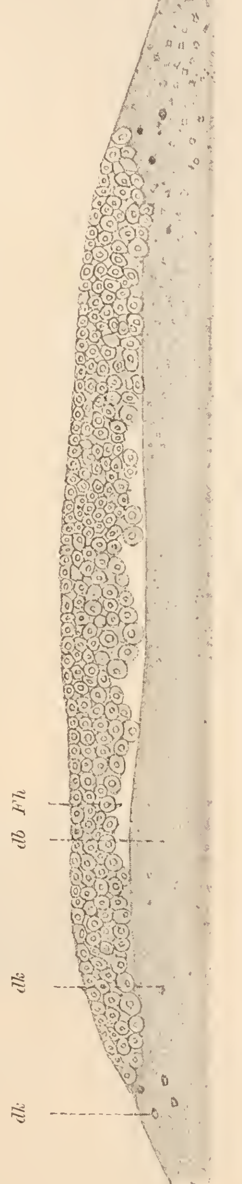


Fig. 44. Durchschnitt durch eine Keimscheibe vom Hühnchen im Keimblasenstadium nach RAUBER. *dk* Dotterkerne, *db* Dotterboden, *Fh* Furchungshöhle.

Während das Vogelei im Endabschnitt des Eileiters verweilt, entsteht die Keimblase und beginnen sich aus dieser die Keimblätter zu entwickeln.

Die Keimblase entsteht in der Weise, dass die Furchungszellen, welche anfänglich dicht zusammengefügt als Scheibe dem Dotter aufliegen, (Fig. 28), sich von ihm abheben, indem zwischen beiden die Furchungshöhle (Fig. 44 *Fh*) zuerst als ein schmaler, spaltförmiger, später sich vergrössernder Hohlraum sichtbar wird. Sie ist mit eiweisshaltiger, daher coagulirbarer Flüssigkeit erfüllt, welche zahlreiche grössere und kleinere Dotterkörnchen einschliesst, daher sie auch als verflüssigter Dotter (DISSE) beschrieben worden ist. Die Mitte der Keimscheibe verdünnt sich später mehr und enthält kleinere Zellen als der dickere und aus grösseren Kugeln gebildete Rand, welcher dem trüben Dotter unmittelbar aufliegt und sich von ihm nicht vollständig rein trennen lässt.

Wenn man daher jetzt die Keimscheibe vom Dotter abhebt und in geeigneter Untersuchungsflüssigkeit von der Fläche betrachtet, so sieht man ein mittleres kreisförmiges Feld, die Area pellucida oder den hellen Fruchthof, und einen trüberen, ringförmigen Rand, den Keimring oder Area opaca (dunklen Fruchthof). Ferner unterscheidet man die unter ihnen gelegenen entsprechenden Bezirke des Dotters als Boden der Furchungshöhle und als Dotterwall. In beiden finden sich auf diesem Stadium, wie GÖTTE, RAUBER, BALFOUR hervorheben, isolirte Kerne (Fig. 44 *dk*) in derselben Weise wie bei den Elasmobranchiern vor. Durch ihre fortgesetzte Theilung liefern sie dotterhaltige Zellen, welche am Rande zur Vergrösserung der Keimscheibe beitragen, am Boden der Furchungshöhle aber dem Dotter vereinzelt oder in Gruppen aufliegen (GÖTTE).

Während dieses Stadium dem Verständniss keine Schwierigkeiten bereitet, ist dagegen die Entwicklung der beiden primären Keimblätter, welche während des Aufenthaltes der Eier im Eileiter beginnt und in den ersten Stunden der Bebrütung zum vollständigen Abschluss gebracht wird, noch nicht durch Beobachtung in genügender Weise aufgeklärt. Doch liefert uns die Flächenbetrachtung der Keimscheibe, sowie die Untersuchung von Durchschnitten eine Anzahl von Anhaltspunkten, welche darauf hinweisen, dass die Entwicklung im Allgemeinen in der schon für die Elasmobranchier gekennzeichneten Weise verläuft.

An frisch gelegten, noch unbebrüteten Eiern kann man bei Betrachtung von der Fläche, wie zuerst KUPFFER, KOLLER und GERLACH gefunden haben, Veränderungen an der jetzt 4 mm grossen Keimscheibe erkennen, welche uns ein vorderes und ein hinteres Ende, eine linke und eine rechte Seite der Embryonalanlage zu unterscheiden gestatten. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, dass der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe (Fig. 45, *A*) in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryo wird (*H*), und in eine vordere, zum Kopfende sich entwickelnde Hälfte (*V*). Während nun in letzterer die Grenze zwischen hellem (*hf*) und dunklem Fruchthof (*df*) (Keimring) zackig und verwischt ist, erscheint sie in der hinteren Hälfte als eine scharfe Contour (*s*). Hier zeichnet sich

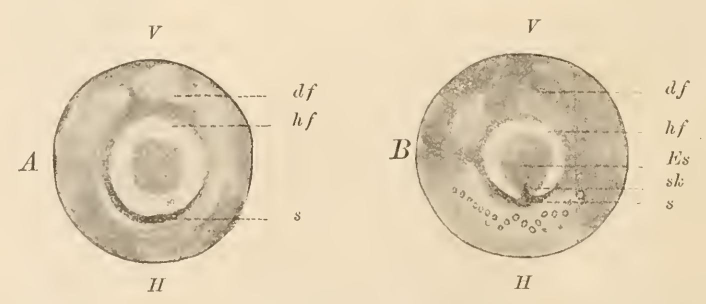


Fig. 45. *A* **Die unbebrütete Keimscheibe eines Hühnereies** nach KOLLER.
df, *hf* dunkler, heller Fruchthof; *s* Sichel; *V*, *H* vorderer, hinterer Rand der Keimscheibe.

B **Die Keimscheibe eines Hühnereies in den ersten Stunden der Bebrütung** nach KOLLER.
df, *hf* dunkler, heller Fruchthof; *Es* Embryonalschild; *s* Sichel; *sk* Sichelknopf; *V*, *H* vorderer, hinterer Rand der Keimscheibe.

auch der innere Saum des Keimrings durch weissliche Färbung und Undurchsichtigkeit aus, was auf eine Wucherung der Zellen und dadurch hervorgerufene Verdickung zurückzuführen ist; er hebt sich von der Umgebung deutlich ab und stellt eine halbmond- oder sichelförmige Figur (*s*) dar. In den ersten Stunden der Bebrütung wird in der Sichel eine tiefe Furche, die Sichelrinne, bemerkbar, durch welche heller und dunkler Fruchthof am hinteren Ende der Keimscheibe noch schärfer von einander gesondert sind. Ausserdem bildet sich in der Mitte der Sichel eine Verdickung aus, der Sichelknopf (Fig. 45 *B, sk*), der erste Anfang des Primitivstreifens, der uns in dem nächsten Capitel noch beschäftigen wird. Während dieser Vorgänge ist in der Mitte des hellen Fruchthofes eine Trübung, das sogenannte Embryonalschild (*Es*), entstanden.

Sagittal- und Querschnitte lehren, dass sich jetzt der Keim auf dem Gastrulastadium befindet (Fig. 46 *A* u. *B*). Schon nach der Ablage des Eies, noch deutlicher aber nach den ersten Stunden der Bebrütung sind die beiden primären Keimblätter vollständig entwickelt und durch einen Spaltraum gegen einander scharf abgesetzt. Das äussere Keimblatt (*ak*) besteht aus einer einfachen Lage dicht zusammengefügter Zellen, die in der Mitte des hellen Fruchthofes cylindrisch sind und dadurch die als Embryonalschild oben beschriebene Trübung hervorrufen, während sie nach

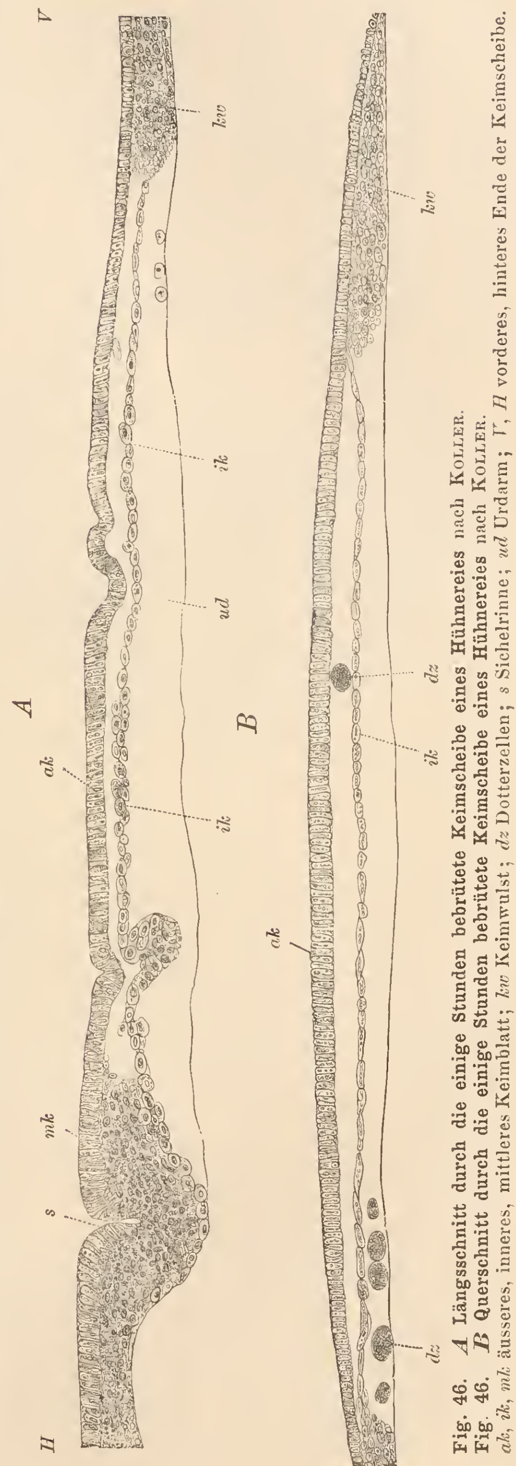


Fig. 46. *A* **Längsschnitt durch die einige Stunden bebrütete Keimscheibe eines Hühnereies** nach KOLLER.
Fig. 46. *B* **Querschnitt durch die einige Stunden bebrütete Keimscheibe eines Hühnereies** nach KOLLER.
ak, ik, mk äusseres, inneres, mittleres Keimblatt; *kw* Keimwulst; *dz* Dotterzellen; *s* Sichelrinne; *ud* Urdarm; *V, H* vorderes, hinteres Ende der Keimscheibe.

dem Rande und im Bereich des dunklen Fruchthofes immer niedriger und plattenartiger werden.

Das untere Keimblatt (*ik*) bietet zur Zeit, wo es deutlich entwickelt ist, in gewissem Sinne ein entgegengesetztes Verhalten dar. In dem hellen Fruchthof ist es am dünnsten, es ist eine einfache Lage stark abgeplatteter Zellen; in dem Bereiche des dunklen Fruchthofes dagegen ist es zum Keim- oder Randwulst (*kw*) verdickt, der uns grössere, mit Dotterkörnern gefüllte Zellen mehrfach übereinander gelagert zeigt. Auf etwas früheren Stadien sind die Zellen des unteren Blattes weniger abgeplattet, liegen lockerer und unregelmässiger zusammen und hie und da mehrfach übereinander. Am Boden der Furchungshöhle finden sich noch isolirte Zellkugeln (*dz*), die aber ebenso wie die freien Kerne im Dotter später verschwinden.

Die durch die Flächenbetrachtung nachgewiesenen Unterschiede zwischen vorderem und hinterem Rande der Keimscheibe sind auch auf Längsdurchschnitten zu erkennen (Fig. 46 *A*). Am vorderen Rande (*V*) ist der Randwulst (*kw*) dünner und zellenärmer, im Bereich der Sichel (*s*) dagegen ist er stark verdickt, indem seine Zellen in starker Wucherung begriffen sind. An dieser Wucherung betheiligt sich auch das äussere Keimblatt am Grund der Sichelrinne, wo es aus 2 bis 3 Lagen kleiner Zellen gebildet wird und dabei ohne Grenze in das untere Keimblatt übergeht.

Wie sind beide Keimblätter aus der Keimblase hervorgegangen? Zwischen zwei Ansichten gilt es sich hier zu entscheiden. Nach der älteren Ansicht, an der viele Forscher noch jetzt festhalten, hat sich die über der Furchungshöhle gelegene Zellenscheibe in ein oberes und in ein unteres Blatt gleichsam gespalten (Pander, Baer, Remak, Kölliker, His u. a.). Nach der andern Ansicht (Haeckel, Götte, Rauber u. a.) ist das untere Blatt durch Einfaltung entstanden. Weder für die Abspaltung noch für die Einfaltung ist zur Zeit ein zwingender Beweis zu führen, doch entscheide ich mich für die letztere, weil so die bisher beschriebenen Erscheinungen eine gemeinsame Erklärung finden und sich auf die besser erkannten Verhältnisse der übrigen Wirbelthiere zurückführen lassen. Denn die Einstülpungstheorie erklärt das verschiedene Verhalten des vorderen und des hinteren Endes der Keimscheibe, die lebhaftere Zellenwucherung im Bereich der Sichel, die Sichelrinne, den daselbst zu constatirenden Uebergang der beiden primären Keimblätter ineinander. Als den Ort, von dem noch vor der Ablage des Eies die Einstülpung ausgegangen ist, haben wir die Gegend der Sichel zu bezeichnen. Eine Andeutung der Einstülpungsöffnung ist die Sichelrinne; sie entspricht dem Urmund der bisher betrachteten Wirbelthiere. Daher gehen an ihr wie an den Urmundrändern die beiden Keimblätter in einander über, daher bildet sich in ihrer Umgebung, weil von hier die Anlage und das Wachsthum der beiden primären und später der beiden mittleren Keimblätter erfolgt, wie bei den Amphibien und Elasmobranchiern, eine stärkere Zellenanhäufung aus. Wenn diese Erklärung richtig ist, so entspricht jetzt der zwischen dem unteren Keimblatt und dem Dotterboden gelegene Spaltraum, wie schon Götte und Rauber richtig bemerkt haben, nicht mehr der Furchungshöhle des vorausgegangenen Stadiums der Keimblase (Fig. 44), sondern der in Folge des Einstülpungsprocesses neugebildeten Urdarmhöhle. Ein Rest der durch den Urdarm verdrängten

Furchungshöhle hat sich nur noch in dem die beiden primären Keimblätter trennenden Spalt erhalten.

Zur Klärung der schwebenden Streitfrage dienen auch Befunde, die Kupffer und Benecke bei der Untersuchung der den Vögeln so nahe stehenden Reptilien gewonnen haben. Bei Lacerta agilis (Fig. 47), Emys europaea etc. findet sich, wie beim Huhn, am hinteren Ende der auf



Fig. 47. Embryonalanlage von Lacerta agilis nach Kupffer.

hf, *df* heller, dunkler Fruchthof; *u* Urmund; *s* Sichel; *es* Embryonalschild. *V*, *H* Vorderes, hinteres Ende.

einem entsprechenden Stadium stehenden Keimscheibe an der Grenze des hellen und des dunklen Fruchthofes eine in der Form einer Sichel (*s*) auftretende Wucherung. In der Mitte und etwas nach vorn von derselben sieht man eine kleine, quergestellte, spaltförmige Oeffnung (*u*), die in einen Blindsack hineinführt und der Sichelrinne vergleichbar ist. Mit Recht deutet Kupffer die Oeffnung als Urmund, der von einer vorderen und einer hinteren Urmundlippe umsäumt wird, und den Hohlraum als Urdarm, wie er auch einen Vergleich zwischen den entsprechenden Bildungen der Vögel und Reptilien zieht [1]).

Noch schwieriger als beim Hühnchen ist die Keimblattentwicklung der Säugethiere in ihrem Detail festzustellen und auf die Gastrulation der übrigen Wirbelthiere zurückzuführen. Durch die müh-

1) In der Darstellung, wie sich bei den Eiern der Reptilien und Vögel die Einstülpung vollzieht, weiche ich von anderen Forschern, die auch eine Gastrulation stattfinden lassen (Götte, Haeckel, Rauber, Balfour etc.), ab. Dieselben betrachten den Rand der Keimscheibe als den Urmundrand und lassen sich an ihm das äussere in das innere Keimblatt umschlagen. Meiner Darstellung nach erfolgt die Einstülpung an einer kleinen umschriebenen Stelle und zwar nicht am Rand, sondern in einiger Entfernung von demselben an der Grenze des hellen und des dunklen Fruchthofes. Der Urmund ist daher von Anfang an sowohl an seiner vorderen als auch an seiner hinteren Lippe ringsum von Zellen umschlossen. Ueber die Beziehungen desselben sowie der Keimblätter zum Dotter wird später noch ausführlicher gehandelt werden. Jetzt nur die Bemerkung, dass mir die Annahme eines besonderen Dotterblastoporus wenigstens überflüssig erscheint.

same Untersuchung dieser Verhältnisse hat sich in früheren Zeiten Bischoff besondere Verdienste erworben, in den letzten Jahren Hensen, Lieberkühn, v. Beneden, Kölliker und Heape. Das hierbei benutzte Untersuchungsobject, welches wir auch unserer Darstellung zu Grunde legen wollen, ist gewöhnlich das Kaninchen, ausserdem die Fledermaus und der Maulwurf gewesen.

Während das Ei der Säugethiere im Eileiter durch die Flimmerbewegung des Epithels langsam nach der Gebärmutter hingetrieben wird, ist es durch den Furchungsprocess in einen kugeligen Haufen kleiner Zellen zerfallen (Fig. 48 *A*). Darauf entsteht im Innern desselben durch Abscheidung einer Flüssigkeit eine kleine spaltförmige Furchungshöhle (Fig. 48 *B*). Der Keim ist somit in das Blasen- oder Blastulastadium

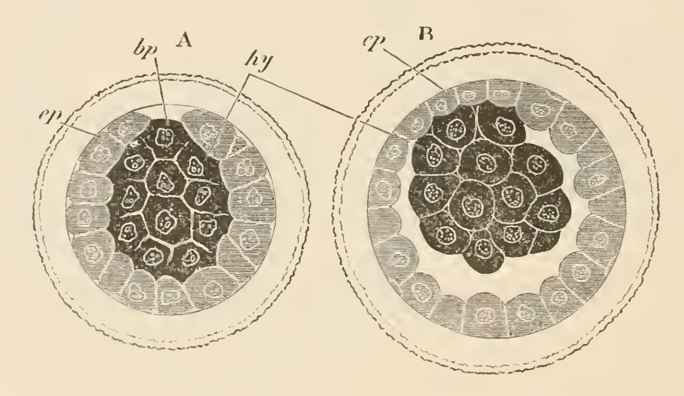


Fig. 48. Optische Querschnitte eines Kanincheneies in zwei unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien nach Ed. van Beneden. Copie aus Balfour's Entwicklungsgeschichte.

A Aus der Furchung entstandener solider Zellenhaufen.

B Entwicklung der Keimblase, indem sich im Zellenhaufen eine Furchungshöhle ausbildet. (Nach der Deutung von v. Beneden bedeutet *ep* Epiblast, *hy* Hypoblast, *bp* Blastoporus)

eingetreten. Die Wand der Keimblase oder Vesicula blastodermica wird, wie schon seit Bischoff's Arbeiten bekannt ist, aus einer einzigen Lage mosaikartig angeordneter polygonaler Zellen gebildet, einen kleinen Bezirk ausgenommen. Hier ist die Wand wie bei der Keimblase der Amphibien durch einen Haufen etwas körnchenreicherer und dunklerer Zellen verdickt, die einen in die Furchungshöhle weit vorspringenden Höcker bedingen.

Für die weitere Entwicklung der Säugethiere ist nun vor Allem der Umstand besonders characteristisch, dass sich bei ihnen wie bei keinem anderen Wirbelthiere die Keimblase durch Zunahme von Flüssigkeit, die viel Eiweiss enthält und bei Zusatz von Alkohol körnig gerinnt, ausserordentlich vergrössert (Fig. 49) und bald einen Durchmesser von 1,0 mm gewinnt. Natürlich ist in diesen Wachsthumsvorgängen auch die Zona pellucida (*zp*) verändert und zu einem dünnen Häutchen ausgedehnt worden. Ihr liegt eine schon von den Wandungen des Eileiters ausgeschiedene Gallertschicht auf.

Die Wand der Keimblase ist an den 1 mm grossen Eiern vom Kaninchen sehr dünn geworden. Die in einfacher Schicht angeordneten mosaikartigen Zellen haben sich stark abgeplattet. Auch der in die Furchungshöhle vorspringende Zellenhöcker hat sich umgewandelt und

sich mehr und mehr in die Fläche zu einer scheibenförmigen Platte ausgebreitet, welche sich mit zugeschärftem Rand allmählich in den verdünnten Wandtheil der Keimblase fortsetzt. An der Platte spielen sich die weiteren Entwicklungsprocesse in erster Linie ab. Ihre oberflächlichsten Zellen sind zu dünnen Schüppchen, wie sie auch sonst die Wand der Blase bilden, abgeplattet, ihre anderen zwei- bis dreifach über einander gelagerten Elemente dagegen sind grösser und protoplasmareicher.

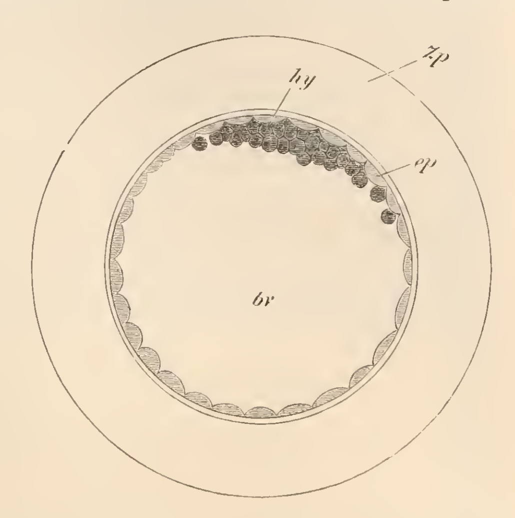


Fig. 49. Kaninchenei, 70—90 Stunden nach der Befruchtung, nach Ed. v. Beneden. Copie aus Balfour's Entwicklungsgsgeschichte.
bv Hohlraum der Keimblase, *zp* Zona pellucida, *ep*, *hy* wie in Fig. 48.

Bis hierher befindet sich die Keimblase der Säugethiere noch auf dem Blastulastadium. Sie besteht noch überall aus einem einzigen Keimblatt. Denn die Ansicht, die von manchen Seiten aufgestellt worden ist, dass die Keimscheibe auf dem vorliegenden Stadium bereits zweiblätterig sei, und dass die äussere Schicht platter Zellen das äussere Keimblatt sei und die darunter gelegenen protoplasmareicheren Zellen das innere Keimblatt bilden, ist meiner Ansicht nach unhaltbar. Dagegen spricht erstens die Thatsache, dass die abgeplatteten und die dickeren Zellenlagen fest zusammenhängen und auch nicht durch den kleinsten Spaltraum von einander abgesetzt sind, und zweitens der weitere Verlauf der Entwicklung [1]).

Zwei Keimblätter treten erst an Eiern auf, die schon mehr als 1 mm Durchmesser besitzen und etwa 5 Tage alt sind. An der Stelle, wo früher die Zellenplatte lag, beobachtet man bei der Betrachtung von der Fläche einen weisslichen Fleck, der anfangs rund, später oval und birnförmig wird. Er wird jetzt gewöhnlich als Area embryonalis oder

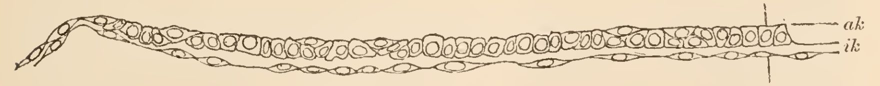


Fig. 50. Querschnitt durch den fast kreisrunden Fruchthof eines Kanincheneies von 6 Tagen und 9 Stunden; Durchmesser 0,8 mm nach Balfour.
ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt. Der Schnitt zeigt den eigenthümlichen Charakter der oberen Schicht mit einer gewissen Anzahl abgeplatteter, oberflächlicher Zellen. Es ist etwa nur die Hälfte der ganzen Breite des Fruchthofes dargestellt.

---

1) Bei dieser Auffassung kann ich natürlich auch nicht einer Ansicht v. Beneden's zustimmen, nach welcher die Gastrulabildung sich schon nach Ablauf der ersten Furchungsstadien vollziehen soll, indem er in der anfangs soliden Zellenkugel Fig. 48 *A* dunklere und grössere central gelegene Elemente (*hy*) als Entoderm und eine sie umhüllende Lage kleinerer und hellerer Zellen (*ep*) als Ektoderm, sowie eine kleine Lücke in diesem Ueberzug als Blastoporus (*bp*) deutet.

als Embryonalfleck bezeichnet. Derselbe besteht nunmehr aus zwei durch einen deutlichen Spalt getrennten und von einander ablösbaren Keimblättern (Fig. 50). Von diesen ist das innere Keimblatt (*ik*) eine einzige Lage stark geplatteter Zellen. Das äussere Keimblatt (*ak*) dagegen ist erheblich dicker und zeigt sich aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt, 1) aus einer tieferen Lage cubischer oder rundlicher grösserer Elemente, und 2) aus einer oberflächlichen Lage vereinzelter platter Zellen, die von RAUBER zuerst genauer beschrieben worden sind und nach ihm als RAUBER'sche Schicht bezeichnet werden. Nach den Rändern des Embryonalflecks zu verdünnt sich das äussere Blatt, wird einschichtig und setzt sich in die abgeplatteten grossen Elemente fort, die wir schon auf dem Blastulastadium den grössten Theil der Blasenwand haben allein bilden sehen. Das innere Keimblatt ist anfänglich nur an einem kleinen Theil der Blasenwand, am Embryonalfleck und seiner nächsten Umgebung entwickelt; es hört mit einem gezackten Rande frei auf; hier finden sich locker aneinander grenzende amöboide Zellen, die durch ihre Vermehrung und Ortsveränderung wohl das Weiterwachstum des Blattes bedingen. Dieses breitet sich nämlich an ältereren Eiern von dem Embryonalfleck nach dem entgegengesetzten Eipol langsam aus, wodurch nach und nach die ganze Keimblase zweiblätterig wird. Während dies geschieht, gehen auch Veränderungen an dem oval gewordenen und etwas vergrösserten Embryonalfleck vor sich. Die RAUBER'sche Schicht verschwindet[1]) (Fig. 51), die unter ihr gelegenen cubischen oder kugeligen Zellen sind cylindrisch geworden und schliessen noch dichter zusammen. Beide primären Keimblätter sind jetzt nur einschichtig.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen die beiden umstehenden Figuren, welche ein 7 Tage altes Kaninchenei in zwei verschiedenen Ansichten darstellen. Bei Betrachtung von oben (Fig. 52 *A*) sieht man den jetzt oval gewordenen Embryonalfleck (*ag*). Derselbe ist einzig und allein bedingt durch eine begrenzte Verdickung des äusseren Keimblattes und bezeichnet die Stelle, an der die Zellen cylinderförmig sind, entspricht insofern dem Embryonalschild der Reptilien- und Vogelembryonen, und ist nicht zu verwecheln mit der Zellenplatte (Fig. 49),

ak *ik*

Fig. 51. Querschnitt durch eine ovale Keimblase eines Kaninchens vom siebenten Tage. Länge des Fruchthofes ungefähr 1,2 mm, Breite desselben 0,86 mm nach BALFOUR.
Die in Figur 50 dargestellten abgeplatteten Zellen des äusseren Keimblattes *ak* sind nicht mehr vorhanden.

1) Ueber die Art und Weise wie die RAUBER'sche Schicht verschwindet, bestehen zwei Ansichten. Nach BALFOUR und HEAPE sollen sich die platten Zellen umbilden, cylindrisch werden und zwischen die Cylinderzellen einlagern, nach KÖLLIKER dagegen sollen sie zerfallen und verschwinden.

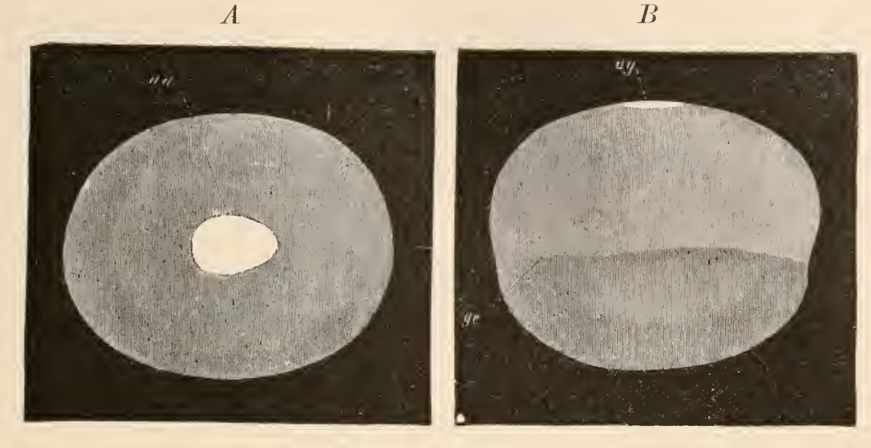


Fig. 52. Keimblasen des Kaninchens von 7 Tagen ohne äussere Eihaut. Länge 4,4 mm, nach KÖLLIKER. 10mal vergr.

***A* von oben, *B* von der Seite gesehen.**

ag Embryonalfleck (area embryonalis); *ge* die Stelle, bis zu welcher die Keimblase doppelblätterig ist.

die als Verdickung der einblätterigen Keimblase beschrieben wurde. Bei seitlicher Ansicht kann man 3 Bezirke an der Keimblase unterscheiden: 1) den Embryonalfleck (*ag*), 2) einen die obere Hälfte der Blase einnehmenden und bis zur Linie *ge* reichenden Bezirk, in welchem die Wand noch zweiblätterig ist, aber die Zellen des äusseren und inneren Keimblattes stark abgeplattet sind, und einen dritten nach abwärts von der Linie *ge* gelegenen Abschnitt, wo die Blasenwand nur von dem äusseren Keimblatt gebildet wird.

Es erhebt sich jetzt die wichtige Frage, in welcher Weise sich bei den Säugethieren die zweiblätterige aus der einblätterigen Ausgangsform entwickelt hat. In Beantwortung derselben glaube ich die Hypothese aufstellen zu dürfen, dass die Gastrulabildung in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Wirbelthieren durch eine Einstülpung oder Einwanderung von Zellen geschieht, die von einem bestimmten Bezirk der verdickten Zellenplatte der Keimblase ausgeht. Genau beobachtet ist ein solcher Vorgang noch nicht; doch bieten die Embryonalflecke auf etwas späteren Stadien Verhältnisse dar, welche ganz an die oben beschriebenen, an Vogel- und Reptilieneiern gewonnenen Befunde erinnern.

Am hintersten Ende des nun birnförmig gewordenen Embryonalflecks

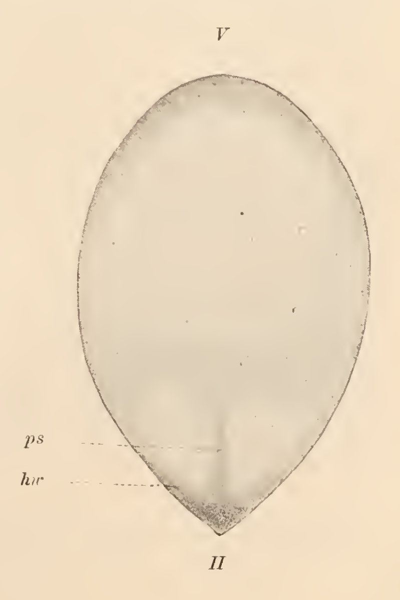


Fig. 53. Birnförmiger Embryonalfleck eines Kanincheneies von 6 Tagen und 18 Stunden nach KÖLLIKER.

ps Kurzer Primitivstreifen. *hw* Sichelförmiger Endwulst. *V*, *H* Vorderes, hinteres Ende.

(Fig. 53) ist eine etwas undurchsichtigere, weil verdicktere Stelle entstanden, der Endwulst (*hw*), welcher der von Kupffer und Koller entdeckten Sichel (Fig. 45 und 47 *s*) ähnlich ist. Von ihrer Mitte entwickelt sich nach vorn ein kleiner Eortsatz, die erste Andeutung des Primitivstreifens (*ps*). Auf diesem Stadium ist von Heape und ebenso neuerdings von v. Beneden an Medianschnitten (Fig. 54) im Endwulst

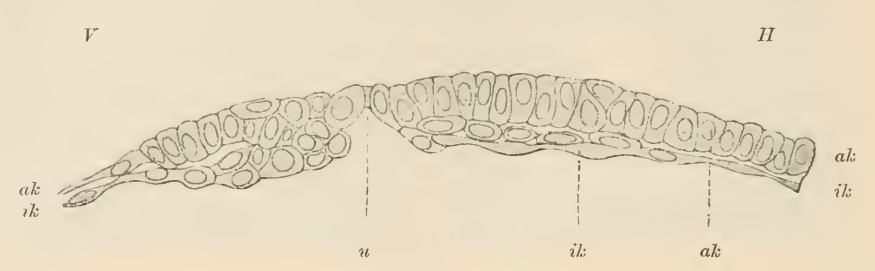


Fig. 54. Medianschnitt durch die Embryonalanlage eines Maulwurfeies und zwar durch den Theil, in welchem sich der Primitivstreifen zu bilden begonnen hat (nach Heape).
u Urmund; *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt. *V*, *H* vorderes, hinteres Ende.

eine kleine Oeffnung (*u*) nachgewiesen worden, welche von beiden als Urmund gedeutet wird und welche der Sichelrinne der Vögel vergleichbar ist. Hier hängen die beiden primären Keimblätter untereinander zusammen, sowie von hier und dem Primitivstreifen aus auch das mittlere Keimblatt seinen Ursprung nimmt. Von dieser Stelle aus, nehme ich an, hat sich schon auf einem früheren Stadium das untere Keimblatt durch Umschlag der sich verdünnenden und in die Fläche ausbreitenden Zellenplatte des Keimblasenstadiums entwickelt.

Eigenthümlich für die Gastrulabildung der Säugethiere ist hauptsächlich der eine Umstand, dass die sich einstülpende Membran keinen geschlossenen Blindsack darstellt, sondern einen freien Rand besitzt, mit welchem sie an der Innenfläche des äusseren Keimblatts hinwuchert bis zur vollständigen Umwachsung der Keimblase. Der Mangel eines ventralen Abschlusses aber wird verständlich, wenn wir uns die Dottermasse, die bei den meroblastischen Eiern oder bei den Amphibieneiern den Boden der Urdarmhöhle ausmacht, rückgebildet und vollständig geschwunden denken. In diesem Falle müssen Urdarmhöhle und Furchungshöhle in einander übergehen, wie es bei den Säugethieren der Fall ist.

Zu der Annahme aber, dass bei den Eiern der Säugethiere eine Rückbildung eines ursprünlich reicheren Dottergehaltes stattgefunden haben müsse, werden wir durch viele Erscheinungen ihrer Entwicklung veranlasst, die ohne diese Annahme unverständlich sein würden und die in einem späteren Capitel noch ausführlicher erörtert werden sollen.

SECHSTES CAPITEL.

Entwicklung der beiden mittleren Keimblätter (Coelomtheorie)[1].

Nach Ausbildung des Gastrulastadiums werden die Entwicklungsvorgänge immer complicirter, so dass sich das Augenmerk des Beobachters von jetzt ab auf eine Reihe gleichzeitig und an verschiedenen Stellen der Embryonalanlage ablaufender Veränderungen richten muss. Denn es finden jetzt Umbildungen sowohl durch Faltungen des inneren als auch des äusseren Keimblattes nebeneinander statt, wodurch vier neue Hauptorgane des Wirbelthierkörpers hervorgerufen werden. Aus dem inneren primären Keimblatt entstehen 1) die beiden mittleren Keimblätter, welche die Leibeshöhle zwischen sich einschliessen, 2) das Darmdrüsenblatt, welches den secundären Darm der Wirbelthiere auskleidet, 3) die Grundlage des Axenskelets, die Chorda dorsalis oder Rückensaite. Gleichzeitig entwickelt sich aus dem äusseren Keimblatt als einziges Organsystem die Anlage des centralen Nervensystems. Da die 4 Entwicklungsprocesse zum Theil auf das unmittelbarste ineinander greifen, kann ihre Betrachtung nicht auseinander gerissen werden.

Auch hier haben wir es wieder mit einer Aufgabe zu thun, welche zu den schwierigsten in der Embryologie der Wirbelthiere gehört, nämlich mit der Entwicklungsgeschichte der beiden mittleren Keimblätter. Trotz einer sehr umfangreichen Literatur, welche über das Thema entstanden ist, sind manche Verhältnisse, namentlich bei den höheren Wirbelthierclassen noch nicht in allseitig befriedigender Weise aufgeklärt. Wir werden uns daher auch hier etwas eingehender mit diesem Gegenstand beschäftigen, der ebenso wie die Frage nach der Entstehung der beiden primären Keimblätter eine fundamentale Bedeutung für das Verständniss der Wirbelthierorganisation besitzt.

Die Darstellung des Folgenden wird uns wesentlich erleichtert werden, wenn wir uns an dieser Stelle einen kleinen Excurs in die Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen gestatten und einen Fall in das Auge fassen, in welchem sich die mittleren Keimblätter und die Leibeshöhle in

---

1) In den Figuren (55—79) sind die einzelnen Keimblätter verschieden dunkel schattirt, um ihre Beziehungen zu einander deutlicher zu machen. Am dunkelsten ist das mittlere Keimblatt gehalten.

einer ähnlichen, aber dabei leichter verständlichen und leichter zu untersuchenden Weise als bei den Wirbelthieren anlegen. Das Beispiel bietet uns die Entwicklung der Pfeilwürmer oder Chaetognathen, über welche uns Untersuchungen von Kowalevsky, Bütschli und mir aufgeklärt haben.

Nach dem Furchungsprocess entsteht eine typische Keimblase, die sich nach einiger Zeit wieder in eine typische Gastrula umwandelt. Während sich dieselbe in die Länge streckt, wachsen aus dem inneren Keimblatt am Grunde des Urdarms zwei Falten hervor, die sich in paralleler Richtung zu einander erheben (Fig. 55). Dieselben werden immer grösser, wobei ihr Ursprung auch auf die ventrale

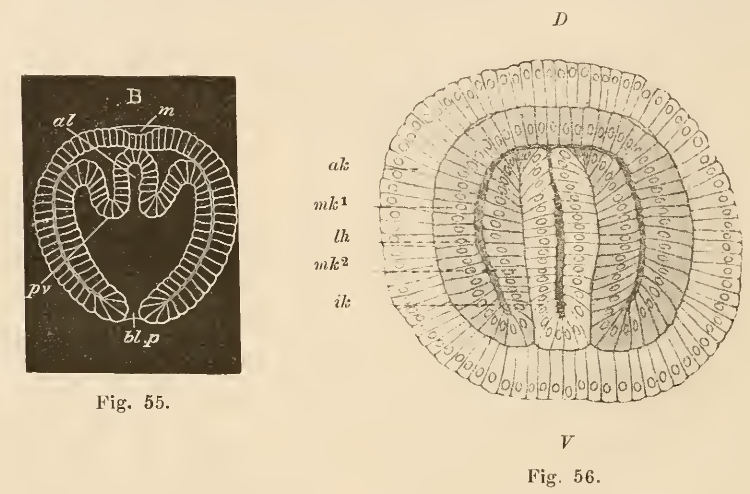


Fig. 55. Fig. 56.

Fig. 55. Ein Entwicklungsstadium von Sagitta nach Kowalevsky, aus Balfour's Entwicklungsgeschichte.

Optischer Längsdurchschnitt durch eine Gastrula mit beginnender Leibeshöhlenbildung. *m* Mund, *al* Darmraum, *pv* Leibeshöhle, *bl.p* Urmund.

Fig. 56. Optischer Querdurchschnitt durch eine Larve von Sagitta. Der Urdarm ist durch 2 von der ventralen Wand (*V*) vorspringende Falten in den eigentlichen Darmraum und die zwei seitlichen Leibesräume (*lh*), die dorsalwärts (*D*) noch untereinander communiciren, getrennt.

D Dorsale Seite. *V* Ventrale Seite. *ak*, *ik*, mk^1, mk^2 äusseres, inneres Keimblatt; parietales und viscerales Mittelblatt; *lh* Leibeshöhle.

Wand der Larve übergreift. Von hier wachsen sie schliesslich einerseits bis zur dorsalen Wand, anderseits bis zum Urmund mit ihren freien Rändern vor (Fig. 56) und zerlegen somit den Urdarm vollständig in einen mittleren und zwei seitliche Räume (*lh*), die eine Zeit lang sowohl nach dem Urmund als auch am späteren Rücken (*D*) des Embryo untereinander communiciren. Nach kurzer Zeit hört auch diese Communication auf, indem der Urmund zuwächst und die Faltenränder mit den sie berührenden Flächen des Urdarms verlöthen. Von den drei Räumen wird der mittlere zum bleibenden Darmrohr, die beiden seitlichen (*lh*) werden zu den zwei den Darm von der Rumpfwand trennenden Leibessäcken. Sie führen passender Weise den Namen der Darmleibessäcke oder Enterocoele, da sie durch Abschnürung vom Urdarm abstammen und sich genetisch von andern Hohlraumbildungen

unterscheiden, die bei andern Wirbelthieren zwischen Darm- und Rumpfwand durch einfache Spaltung entstehen und Spaltleibeshöhle oder Schizocoele heissen.

Durch den Einfaltungsprocess hat sich bei den Larven der Pfeilwürmer die Anzahl der Keimblätter von zwei auf drei erhöht. Das primäre innere Keimblatt ist dadurch zerlegt worden 1) in eine Zellenschicht (*ik*), welche das Darmrohr auskleidet, und 2) in eine Zellenschicht, welche zur Umhüllung der zwei Leibeshöhlen dient (*mk*[1] und *mk*[2]). Die erstere bezeichnet man als secundäres inneres Keimblatt oder als Darmdrüsenblatt, die zweite als das mittlere Keimblatt (Mesoblast). Letzteres grenzt mit einem Theil an das äussere Keimblatt, mit einem anderen Theil an das Darmrohr an und wird hiernach noch weiter in das parietale (*mk*[1]) und in das viscerale Blatt (*mk*[2]) des Mesoblasts eingetheilt. Das erstere kann man auch kurzweg das parietale (*mk*[1]), das letztere das viscerale Mittelblatt (*mk*[2]) nennen. Anstatt von einem kann man daher auch von zwei mittleren Keimblättern sprechen, wodurch natürlich die Gesammtzahl der Blätter von 3 auf 4 erhöht wird.

Bezüglich des weiteren Entwicklungsganges sei noch hervorgehoben, dass, während die Larve sich zu einem wurmförmigen Körper in die Länge streckt, die beiden Leibessäcke (Fig. 57, *lh*), sich in höherem Maass vergrössern und ausdehnen als das dazwischen gelegene Darmrohr (*dh*), welches von ihnen unten und oben umwachsen und überall von der Rumpfwand abgedrängt wird. In Folge dessen stossen die beiden Leibessäcke dorsal und ventral mit ihren Wandungen direct zusammen. Die sich berührenden Partieen bilden sich zu einem dünnen Häutchen um, einem dorsalen (*dM*) und einem ventralen (*vM*) Mesenterium, durch welches das Darmrohr an die Rücken- und an die Bauchwand des Rumpfes befestigt wird.

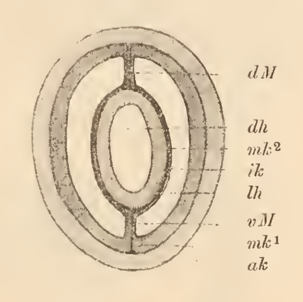


Fig. 57. Schematischer Durchschnitt durch eine junge Sagitta.

dM, *vM* dorsales, ventrales Mesenterium. *dh* Darmhöhle. *lh* Leibeshöhle. *ak*, *ik* *mk*[1], *mk*[2] äusseres, inneres, mittleres Keimblatt (parietales und viscerales Mittelblatt).

Sehr ähnliche Vorgänge wie bei den Pfeilwürmern vollziehen sich nun auch in der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, sind aber hier noch mit der Entwicklung des Nervenrohres und der Chorda dorsalis combinirt. Bei ihrer Darstellung werden wir wie im vorigen Abschnitt mit der Bildung der Gastrula verfahren und die Processe, die beim Amphioxus, bei den Amphibien, bei den Elasmobranchiern, Vögeln und Säugethieren etwas verschieden sind, für sich gesondert besprechen.

Sehr lehrreich ist die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Die Gastrula streckt sich in die Länge, wobei sich der Urdarm nach der späteren Rückenfläche ein wenig emporwendet und hier mit dem Urmund, der das zukünftige hintere Ende des wurmförmigen Körpers bezeichnet, ausmündet. Dann plattet sich die Rückenfläche etwas ab; die Zellen in diesem Bezirk nehmen an Höhe zu, wer-

den cylindrisch und bilden die Medullar- oder Nervenplatte. Indem letztere sich ein wenig einfaltet, entsteht eine Medullarrinne, welche die Decke des Urdarms als Leiste nach abwärts drängt. Hierauf findet an den Stellen, wo die verdickte Medullarplatte an den kleinzelligen Theil des äusseren Keimblattes oder an das Hornblatt angrenzt, eine Continuitätstrennung statt, und es wächst nun das Hornblatt von beiden Seiten über die gekrümmte Nervenplatte herüber, bis beide Hälften desselben sich in der Mittellinie treffen und verschmelzen. So entsteht am Rücken des Embryo (Fig. 59) ein Kanal, dessen untere Wand von der gekrümmten Medullarplatte (*mp*), dessen obere Wand von der darüber gewachsenen Epidermis (*ak*) hergestellt wird. Erst auf einem späteren Stadium wandelt sich beim Amphioxus die unter der Epidermis gelegene Medullarplatte, indem ihre Ränder sich zusammenneigen und verwachsen, zu einem Nervenrohr um (Fig. 61 *n*). Die sich differenzirende Anlage des Nervensystems erstreckt sich so weit auf das hintere Ende des Embryo, dass der nach der Rückenfläche emporgewanderte Urmund noch in ihr Bereich fällt und bei der Kanalbildung von den Rändern der Medullarfurche mit umwachsen wird. Auf diese Weise gehen Nervenrohr und Darmrohr, wie zuerst KOWALEVSKY beobachtet hat, am hinteren Ende des Embryo continuirlich durch den Urmund in einander über (Fig. 58 *cn*). Beide zusammen bilden einen aus zwei Schenkeln bestehenden Kanal, dessen Form sich einem Heber vergleichen lässt. Der obere, das Nervenrohr darstellende Schenkel mündet am vorderen Ende eine Zeit lang nach aussen. Die Umbiegungsstelle der beiden Schenkel des Hebers oder der Urmundteil, welcher die Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr vermittelt, heisst Canalis neurentericus (Fig. 58 *cn*), eine Bildung,

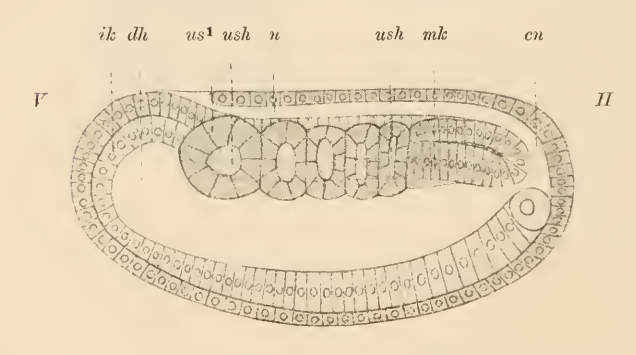


Fig. 58. Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxusembryo mit fünf Ursegmenten nach HATSCHEK.
V vorderes, *H* hinteres Ende, *ik*, *mk* inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *us¹* erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle.

welche uns auch in der Entwicklung der übrigen Wirbelthiere wieder begegnen wird.

Mit dem Nervenrohr entwickeln sich gleichzeitig die beiden mittleren Keimblätter und die Chorda dorsalis (Fig. 59). Am vorderen Ende des Embryo entstehen an der Decke des Urdarms dicht bei einander zwei kleine Ausstülpungen, die Leibessäcke (*mk*), welche zu beiden Seiten der gekrümmten Medullarrinne nach oben und seitwärts wachsen. Sie vergrössern sich langsam, dadurch dass sich der Ausstülpungsprocess vom vorderen auf das hintere Ende der Larve fortsetzt und schliesslich den Urmund erreicht. Die zwischen ihnen befindliche schmale, sie trennende, von den 2 Sternen * begrenzte Strecke der Urdarmwandung, welche unter der Mitte der Medullarrinne gelegen ist, stellt die Anlage der Chorda (*ch*) dar.

Das primäre innere Keimblatt hat sich also jetzt in 4 verschiedene Theile gesondert, 1) in die Chordaanlage (*ch*), 2) und 3) in die Zellen (*mk*), welche die beiden Leibessäcke (*lh*) auskleiden und das mittlere Keimblatt darstellen, und 4) in den übrig bleibenden Theil, welcher zur Umgrenzung des späteren Darms (*dh*) bestimmt nunmehr als Darmdrüsenblatt (*ik*) zu bezeichnen ist.

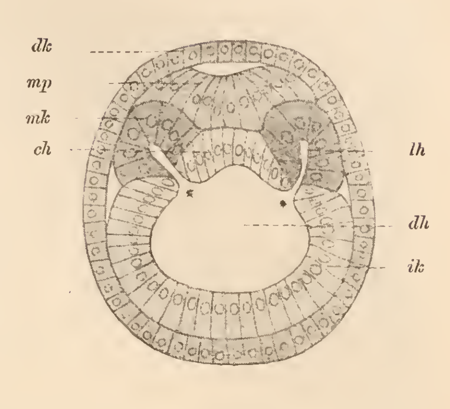


Fig. 59 Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, an welchem das fünfte Ursegment in Bildung begriffen ist. Nach HATSCHEK.
ak, ik, mk äusseres, inneres, mittleres Keimblatt. *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Die sich anschliessenden Entwicklungsprocesse haben den Zweck, die noch zusammenhängenden Theile durch Abschnürung und Verwachsung von einander zu isoliren und in gesonderte Hohlräume überzuführen. Die Abschnürungsprocesse beginnen am vorderen Ende des Embryo und setzen sich von hier nach dem Urmund fort (Fig. 60). Zuerst vertiefen sich die Leibessäcke (*lh*) und verlieren den Zusammenhang mit dem übrigen Hohlraum (*dh*), indem sich die ihren Eingang begrenzenden Zellen dicht aneinanderlegen. Dadurch grenzt der Rand des Darmdrüsenblattes (*ik*) unmittelbar an den Rand der Chordaanlage (*ch*). Letztere ist mittlerweile auch Veränderungen eingegangen; die plattenförmige Anlage hat sich durch Erhebung ihrer Seitenränder so gekrümmt, dass eine tiefe nach abwärts geöffnete Chordarinne entstanden ist.

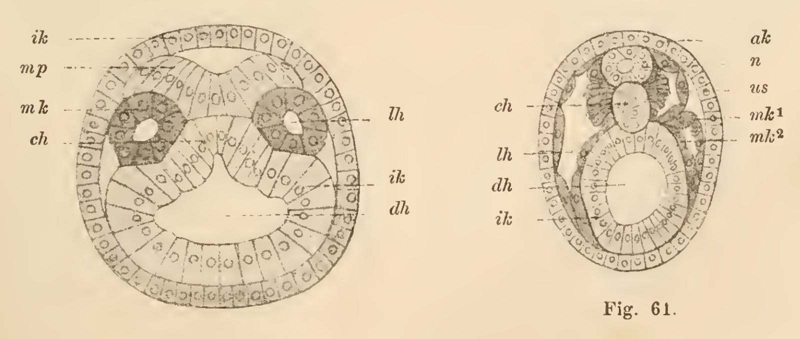


Fig. 60. Querschnitt durch einen Amphioxusembryo mit fünf wohl ausgebildeten Ursegmenten, nach HATSCHEK.
ak, ik, mk äusseres, inneres, mittleres Keimblatt; *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 61. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxusembryo mit 11 Ursegmenten, nach HATSCHEK.
ak, ik, mk äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *us* Ursegment, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

Später legen sich die Seitenwände der Rinne dicht aneinander und gehen in einen soliden Zellenstab über, der vorübergehend die Decke des secundären Darms verschliessen hilft und gleichsam als eine leistenartige Verdickung desselben erscheint. Dann trennt sich (Fig. 61) der Zellenstab (*ch*) vollständig von der Darmanlage ab, diese schliesst sich jetzt erst zu einem Rohr, indem ihre in Fig. 59 mit einem Stern * bezeichneten Ränder unter der Chorda einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen. Auf einem Querschnitt (Fig. 61) ist jetzt der ursprünglich vorhandene Urdarm in drei Räume gesondert, in den ventral gelegenen bleibenden Darm (*dh*) und in die dorsal- und lateralwärts von ihm befindlichen, sich mehr und mehr vergrössernden beiden Leibessäcke (*lh*). Zwischen diese schiebt sich noch die Chorda (*ch*) ein, an welche unten der Darm, oben das Nervenrohr (*n*) angrenzt.

Die durch Abschnürung vom Urdarm sich sondernden Zellen, die in den Figuren 59, 60 und 61 dunkler schattirt sind und die Leibeshöhle (*lh*) einschliessen, bilden das mittlere Keimblatt (*mk*). Der dem äussern Keimblatt anliegende Theil desselben (Fig. 61) lässt sich als das parietale Mittelblatt (mk^1), der an Nervenrohr, Chorda und Darm angrenzende Theil als das viscerale Mittelblatt (mk^2) unterscheiden.

Da der eben dargestellte Sonderungsprocess, wie schon erwähnt wurde, am vorderen Ende des Embryo beginnt und von hier sich Schritt für Schritt nach dem hinteren Ende langsam ausbreitet, kann man bei Durchmusterung einer Serie von Schnitten die verschiedenen Umbildungsstadien an ein und demselben Objecte verfolgen.

Bei der Beschreibung habe ich die Verhältnisse so dargestellt, als ob zwei einfache Leibessäcke zu beiden Seiten des Darmrohres beim Amphioxus entständen. Indessen sind die Vorgänge etwas complicirter, da beim Embryo (Fig. 59) die Leibessäcke, während sie sich nach hinten vergrössern, in ihrem vorderen Abschnitt bereits weitere Veränderungen erleiden und durch abermalige Einfaltungen in einzelne hinter einander gelegene Abtheilungen oder in die Ursegmente (*us*) zerfallen. Ich begnüge mich mit diesem Hinweis, da ich aus didactischen Gründen auf die Entwicklung der Ursegmente erst in einem folgenden Capitel eingehen werde.

Während beim Amphioxus lanceolatus kein Zweifel darüber besteht, dass sich die Leibeshöhle und das mittlere Keimblatt durch Aussackung der Wandung des Urdarms anlegen, gehen die Ansichten über die Entstehung derselben Organe bei den übrigen Wirbelthieren noch sehr auseinander. Es rührt dies daher, dass einmal die Untersuchung, die nur an Schnittserien vorgenommen werden kann, mit grösseren technischen Schwierigkeiten verbunden ist und dass zweitens wegen des grösseren Dotterreichthums der Eier die Verhältnisse etwas abgeändert sind und weniger klare und verständliche Bilder liefern. Wo beim Amphioxus in der Gastrula ein weiter Hohlraum vorhanden ist, sehen wir bei den übrigen Wirbelthieren ein massiges Dottermaterial angehäuft und durch dasselbe den Urdarm mehr oder minder vollständig ausgefüllt werden. Daher bilden sich auch hier zur Erzeugung der Leibeshöhle keine hohlen Aussackungen, sondern solide Zellenwucherungen, indem die parietale und die viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes mit den Flächen, welche beim Amphioxus die Leibeshöhle begrenzen, am Anfang der Entwicklung fest zusammengedrückt sind und erst auf ziemlich späten Stadien auseinander-

weichen. Um uns das Verständniss der etwas verschiedenartigen Bilder, welche die Untersuchung der einzelnen Wirbelthierclassen ergibt, zu erleichtern, sei zunächst an 2 schematischen Zeichnungen beschrieben, wie sich die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle nach einer von mir vorgenommenen Untersuchungsreihe bei den Wirbelthieren vollziehen würde.

Schema 1 (Fig. 62) stellt einen Querschnitt vor dem Urmund dar. Es zeigt uns das innere Keimblatt (*ik*) an der ventralen Seite durch Einlagerung von Dotter (*d*) in erheblicher Weise verdickt, so dass die Urdarmhöhle auf den kleinen Raum (*dh*) eingeengt ist. An der Decke desselben liegt eine einfache Schicht von Zellen (*ch*), die sich durch ihre cylindrische Gestalt auszeichnen, die Anlage der Chorda. Zu beiden Seiten derselben hat das innere Keimblatt zwei Ausstülpungen, die beiden Leibessäcke (*lh*) entwickelt, die zwischen der Dottermasse und dem äusseren Keimblatt eine Strecke weit nach abwärts gewachsen sind. Ihre Wand (mk_1 und mk_2) wird von kleinen cubischen oder polygonalen, im Schema dunkler schattirten Elementen zusammengesetzt. Der Urdarm ist durch die zwei Urdarmfalten * deutlich in einen unter der Chordaanlage gelegenen mittleren oder eigentlichen Darmraum (*dh*) und in die beiden engen Leibessäcke (*lh*) gesondert, die mit ersterem nur links und rechts von der Chordaanlage durch einen schmalen Spalt *

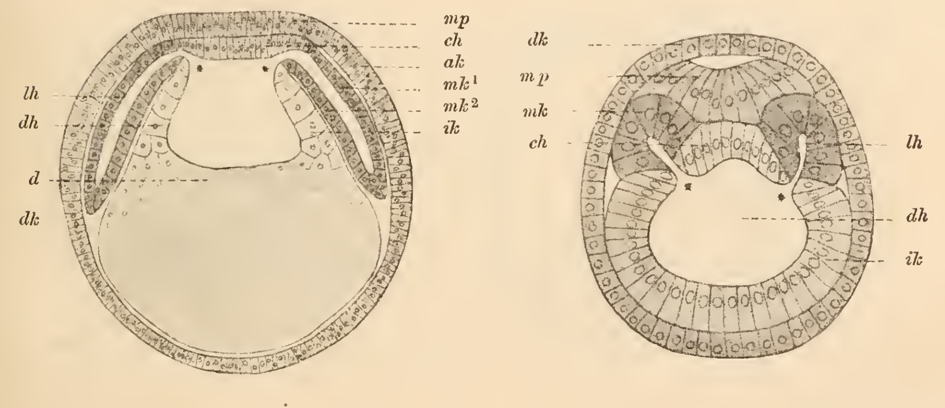


Fig. 62. Fig. 63.

Fig. 62. Schema für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbelthieren.

Querschnitt durch einen Embryo vor dem Urmund.

mp Medullarplatte, *ch* Chordaanlage, *ak*, *ik*, äusseres, inneres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *d* Dottermasse, *dk* Dotterkerne, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 63. Querschnitt von einem Amphioxusembryo. Siehe Erklärung Fig. 59. *ak*, *ik*, *mk* inneres, äusseres, mittleres Keimblatt; *ch* Chorda, *n* Nervenrohr.

communiciren. Das Bild ist leicht auf den nebenstehenden Querschnitt durch einen Amphioxusembryo (Fig. 63) zurückzuführen, wenn wir uns bei diesem an der ventralen Seite das einfache Epithel durch Dotteransammlung verdickt und die beiden kleinen Leibessäcke eine Strecke weit nach abwärts zwischen Dottermasse und äusseres Keimblatt hineingewachsen denken.

Auf dem zweiten schematischen Durchschnitt durch den Urmund (Fig. 64) ist der Urdarm (*ud*) so gut wie ganz durch Dottermasse (*d*) ausgefüllt. Die von dem Schema 1 beschriebenen Leibessäcke (*lh*) sind auch hier zu sehen, wie sie sich zwischen Dotter und äusserem Keimblatt nach abwärts hineinschieben. Ihre Begrenzungsflächen sind kleinzellig und schlägt sich das äussere oder parietale Blatt (mk^1) am Urmund in das äussere Keimblatt um, während das innere viscerale Blatt (mk^2) sich in die Dottermasse oder das innere Keimblatt fortsetzt.

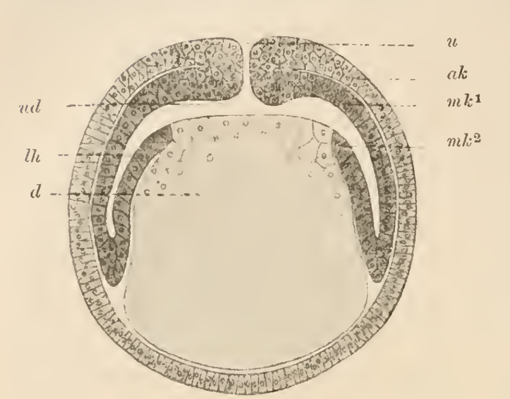


Fig. 64. Schema für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbelthieren.
Querschnitt durch den Urmund eines Embryo.
u Urmund, *ud* Urdarm, *lh* Leibeshöhle, *d* Dotter, *ak* äusseres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes.

Wenn bei den Wirbelthieren die Verhältnisse so, wie es durch die beiden Schemata zum Ausdruck gebracht ist, liegen würden, so könnte es bei ihnen ebensowenig wie beim Amphioxus länger zweifelhaft sein, dass sich die Leibeshöhle aus 2 Ausstülpungen des Urdarms entwickelt, und dass ihre Wandungen die beiden mittleren Keimblätter liefern. Nun bietet uns aber kein einziges Wirbelthier einen so deutlichen und überzeugenden Befund dar. Die Deutlichkeit ist vor allen Dingen überall dadurch herabgesetzt, dass die als Leibessäcke zu deutenden Theile keine Hohlräume mehr umschliessen, da ihre Wände in Folge der den Raum für sich beanspruchenden grösseren Dotteransammlung fest zusammengepresst sind. Wir finden daher an Stelle der im Schema dargestellten Leibessäcke solide Zellenmassen vor, für welche es festzustellen gilt, dass sie den ersteren ihrer Lage und Entwicklung nach entsprechen.

Um zu sehen, welche Bilder in Folge eines Schwundes der Leibeshöhle entstehen würden, wollen wir uns in den beiden Schemata das parietale und das viscerale Blatt der Leibessäcke fest aufeinandergepresst denken. Im ersten Schema (Fig. 62) würden wir dann eine mehrschichtige Zellenmasse erhalten, die überall von den beiden primären Keimblättern, zwischen welche sie hineingewachsen ist, deutlich getrennt ist mit Ausnahme der mit einem Stern bezeichneten Stelle, welche den Eingang zu dem Leibessack oder die wichtige Gegend bezeichnet, von welcher aus die Ausstülpung oder die Hervorwucherung des mittleren aus dem inneren Keimblatt erfolgt ist. Hier hängt die Zellenmasse einerseits mit der Chordaanlage, anderseits mit dem Darmdrüsenblatt zusammen. Im zweiten Schema (Fig. 64) würden wir ebenfalls die mehrschichtige Zellenmasse überall isolirt sehen, bis auf die Umgebung des Urmundes, wo ein Uebergang sowohl in das äussere als in das innere Keimblatt stattfindet. Wenn wir uns hier noch ausser-

dem vorstellen würden, dass die beiden Urmundlippen von links und rechts zusammengedrückt sind, so würden wir in der Mitte des Durchschnitts eine dicke, mehrschichtige Zellenmasse erhalten, die sich beiderseits in die drei Keimblätter sondert, oder mit anderen Worten: am Urmund stossen bei Verklebung desselben alle drei Keimblätter in einer einzigen Zellenmasse zusammen.

Durch genaue Untersuchung lässt sich nun in der That der Nachweis führen, dass ähnliche Bilder, wie wir sie durch Veränderungen der Schemata hervorgerufen haben, bei Untersuchung der einzelnen Wirbelthierclassen gewonnen werden. Zu dem Zwecke müssen wir Querschnitte durch drei verschiedene Gegenden des Embryo anfertigen: 1. durch die Gegend vor dem Urmund, 2. durch den Urmund selbst und 3. nach rückwärts von ihm. Am meisten tritt die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Amphibien hervor, für deren Studium wohl die Tritonen die lehrreichsten Objekte liefern.

Wenn bei den Tritonen die Gastrulaeinstülpung unter Verdrängung der Furchungshöhle vollständig beendet ist, streckt sich der Embryo ein wenig, die spätere Rückenfläche (Fig. 65 *D*) plattet sich ab und lässt eine seichte Rinne *(r)* hervortreten, die sich vom vorderen zum hinteren Ende bis nahe an den Urmund *(u)* ausdehnt, der jetzt die

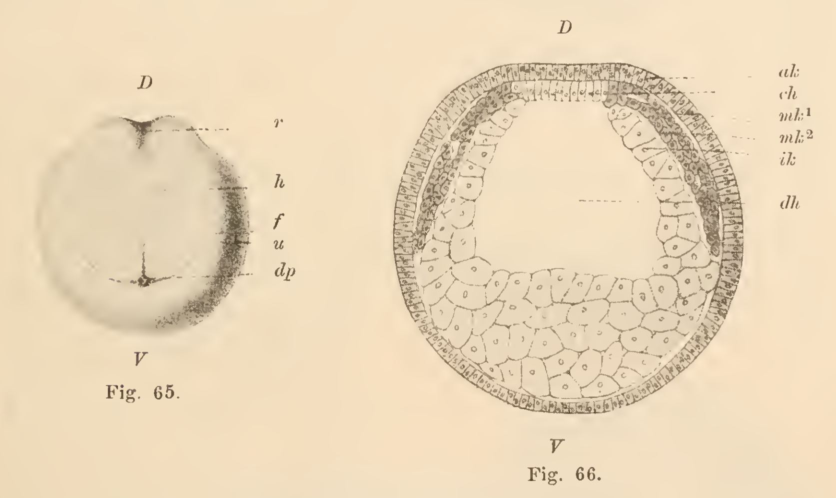


Fig. 65. Ei von Triton mit deutlich entwickelter Rückenrinne vom Urmund aus gesehen, 53 Stunden nach künstlicher Befruchtung.

D, *V* Dorsale, ventrale Gegend, *u* Urmund, *h* Höcker zwischen Urmund und Rückenrinne (*r*), *f* halbkreisförmige Furche, welche das Urmundfeld einschliesst, *dp* Dotterpfropf.

Fig. 66. Querschnitt durch ein Ei von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.

ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *D*, *V* dorsal, ventral.

Form eines Längsspaltes angenommen hat. Ein vor dem Urmund durch die Mitte des Embryo geführter Querschnitt (Fig. 66) entspricht in jeder Beziehung unserem ersten Schema (Fig. 62), wenn wir uns an diesem die Leibeshöhle geschwunden denken. Das äussere Keimblatt *(ak)* besteht aus einer einfachen Schicht von Zellen, die am Rücken cylindrisch sind und ventralwärts niedriger werden. Die im Innern

eingeschlossenen Zellen zeigen sich in dreifach verschiedener Weise differenzirt und wandeln sich demgemäss auch später in drei verschiedene Organe, in Chorda, Darmdrüsenblatt und mittleres Keimblatt um. Erstens findet sich an der Decke der Gastrulahöhle (*dh*) unter der Rückenrinne bis nahe zum Urmund ein schmaler Streifen hoher cylindrischer Zellen (*ch*); er entspricht in jeder Beziehung der Chordaanlage in unserm Schema (Fig. 62 *ch*) und auf dem Querschnitt durch den Amphioxus (Fig. 63 *ch*). Zweitens grenzen jederseits an die Chordaanlage zwei Streifen (*mk*¹, *mk*²) kleiner ovaler Zellen, die etwa bis in die Mitte der Seitengegend des Embryo herabreichen. An der Begrenzung der Gastrulahöhle nehmen sie nicht Theil, da ihnen von innen eine dritte Art von grossen, dotterreichen Zellen (*ik*) auflagert. Diese beginnen am Rande der Chordaanlage in einfacher Schicht, werden weiter nach abwärts 2 Lagen stark und gehen so in die voluminösere Ansammlung von Dotterzellen über, welche bei allen Amphibienembryonen die Bauchseite einnimmt und die Gastrulahöhle einengt. Sie entsprechen, wenn wir in unserem Vergleiche fortfahren, dem Darmdrüsenblatt, während die kleinzelligen Massen, die von den Seitenrändern der Chordaanlage aus sich zwischen Darmdrüsenblatt und äusseres Keimblatt hineingeschoben haben, den Zellen zu vergleichen sind, welche beim Amphioxus und in unserem Schema die Wand der Leibessäcke oder das mittlere Keimblatt bilden. Es ist daher der Schluss gerechtfertigt und sehr nahe liegend, dass bei Triton die beiden mittleren Keimblätter im vorderen Bereich des embryonalen Körpers durch einen Ausstülpungsprocess zu beiden Seiten der Chordaanlage, wie beim Amphioxus, entstanden sind, nur dass in dem einen Falle die ausgestülpte Zellenmasse einen Hohlraum, im anderen Falle keinen solchen einschliesst.

Ein Querschnitt durch den Urmund des Tritonembryo (Fig. 67) ist unserem zweiten Schema (Fig. 64) zu vergleichen. Den hohlen Leibessäcken des letzteren entsprechen die soliden Zellenstreifen, welche die Anlagen des mittleren Keimblattes sind. In der Nähe des Urmunds (*u*) spalten sie sich in zwei Lamellen. Von diesen geht wie in unserem Schema die äussere (*mk*¹) in dass innere Blatt der Urmundslippe über und schlägt sich am Rand derselben in das äussere Keimblatt (*ak*) um; die innere Lamelle (*mk* ²) dagegen hängt mit der Masse der Dotterzellen (*dz*) zusammen, die sich wie ein Wall vor den Urmund legt und als Rusconischer Dotterpfropf (*dp*) in ihn hineinragt.

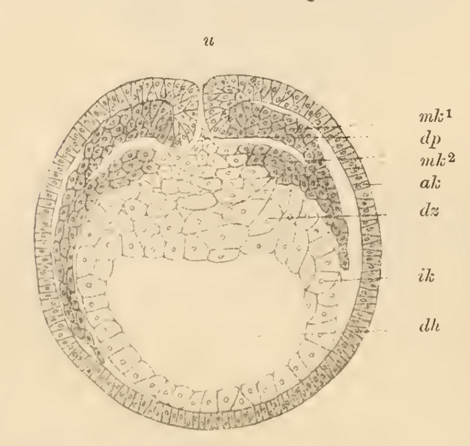


Fig 67. Querschnitt durch den Urmund eines Eies von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.

ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk*¹, *mk*² parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *u* Urmund, *dz* Dotterzellen, *dp* Dotterpfropf, *dh* Darmhöhle.

Nach rückwärts vom Urmund breitet sich das mittlere Keimblatt noch eine Strecke weit aus, aber hier als eine einzige zusammenhängende Masse.

Die weitere Entwickelung der drei Anlagen, durch welche sie sich an den Stellen, wo jetzt noch ein Zusammenhang besteht, vollständig von einander sondern, lässt die Uebereinstimmung mit den beim Amphioxus erhaltenen Befunden noch schärfer hervortreten. Der Sonderungsprocess wird zunächst dadurch eingeleitet, dass sich die Chordaplatte einkrümmt und zur Chordarinne wird (Fig. 68 *A*, *ch*). Indem sie sich hierbei an ihren Rändern continuirlich in die parietale Lage des mittleren Keimblattes (mk^1) fortsetzt, entstehen an der Decke des Urdarms die beiden kleinen Chordafalten, welche die Rinne zwi-

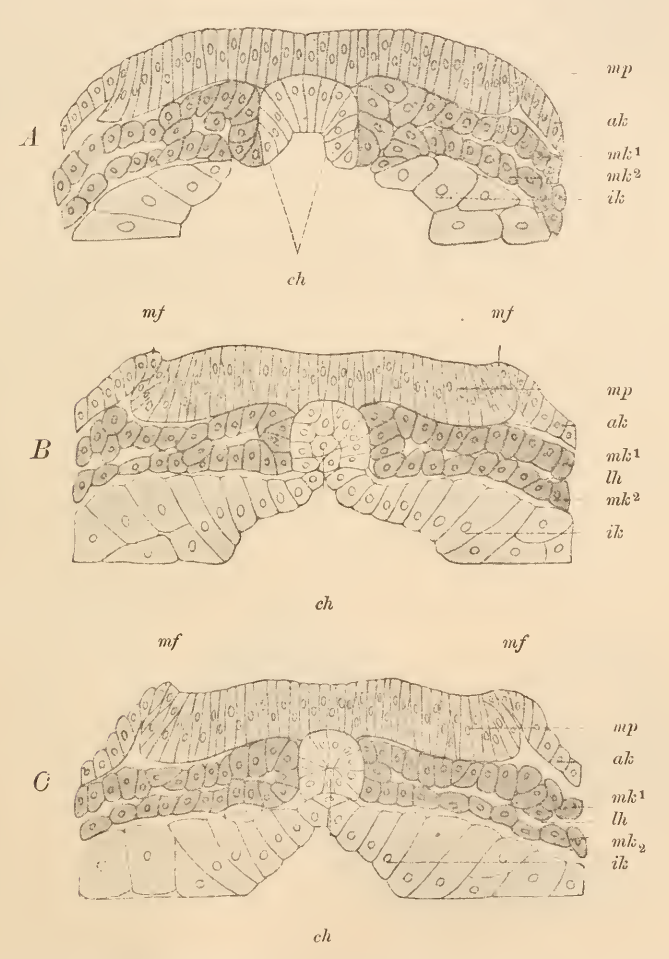


Fig. 68. Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen. Die Schnitte illustriren die Entwicklung der Chorda aus der Chordaanlage und die Abschnürung der beiden Hälften des mittleren Keimblattes.

ak, *ik*, mk^1, mk^2 wie oben, *mp* Medullarplatte, *mf* Medullarfalten, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

schen sich fassen. Mit ihren freien Rändern stossen sie dicht an den Umschlagsrand, an welchem die viscerale Lamelle des mittleren Keimbattes (*mk*²) in das Darmdrüsenblatt (*ik*) umbiegt und die Urdarmfalte bildet.

Auf einem nächstfolgenden Stadium (Fig. 68 *B*), in welchem sich die verdickte, aus langen Cylinderzellen bestehende Medullarplatte deutlich von den kleiner gewordenen cubischen Elementen des Hornblattes absetzt, beginnt sich das mittlere Keimblatt an der Einstülpungsstelle von seiner Umgebung abzuschnüren; die parietale Lamelle löst sich von der Chordaanlage, desgleichen die viscerale Lamelle vom Darmdrüsenblatt ab und beide verschmelzen hierauf mit ihren abgelösten Rändern untereinander. Durch diesen Vorgang ist die Anlage des Leibessackes oder des mittleren Keimblattes nach allen Seiten eine in sich abgeschlossene und von der Umgebung getrennte. Gleichzeitig haben sich Darmdrüsenblatt (*ik*) und Chordaanlage (*ch*) mit ihren freien Rändern aneinandergelegt, so dass letztere wie eine Verdickung des ersteren erscheint und noch eine Zeit lang an der oberen Begrenzung des Darms Theil nimmt. Dies ändert sich durch einen zweiten Sonderungsprocess.

Die Wandungen der Chordarinne legen sich, indem die Einkrümmung weiter fortschreitet, fest zusammen und bilden so einen soliden Stab, der nach und nach von der Begrenzung des Darmes ausgeschlossen wird (Fig. 68 *C*). Denn es wachsen jetzt unter ihm die aus den grossen Dotterzellen zusammengesetzten Hälften des Darmdrüsenblattes (*ik*) einander entgegen und verschmelzen schliesslich in einer medianen Naht.

Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien wie beim Amphioxus Processe, die auf das innigste ineinander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Theile am Kopfende des Embryo und schreitet langsam nach hinten fort, wo noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen bleibt, durch deren Vermittelung das Längenwachsthum des Körpers bewirkt wird. Hierauf tritt bald der Zeitpunkt ein, auf welchem bei den Embryonen der Tritonen die Leibeshöhle sichtbar wird. Denn nachdem die Abschnürung der oben namhaft gemachten Organe vollendet ist, weichen die beiden mittleren Keimblätter am Kopfende des Embryo und zu beiden Seiten der Chorda auseinander und lassen eine linke

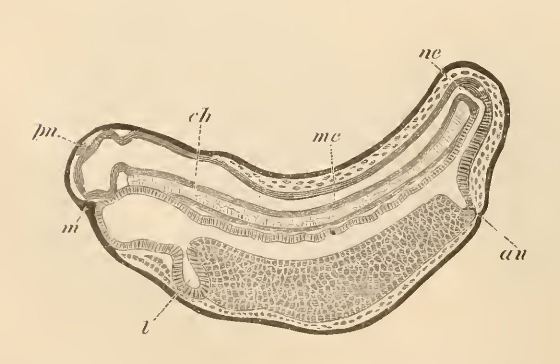


Fig. 69. Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator (nach Götte).

m Mund, *an* After, *l* Leber, *ne* Canalis neurentericus, *mc* Medullarrohr, *ch* Chorda, *pn* Zirbeldrüse.

und eine rechte Leibeshöhle (Enterocoel) hervortreten, welche auf den vorhergehenden Stadien nach meiner Auffassung nur wegen der innigen gegenseitigen Berührung ihrer Wandungen nicht zu erkennen war. Mittlerweile hat sich auch die Medullarplatte durch den schon früher beschriebenen Faltungsprocess in das unter der Epidermis befindliche Nervenrohr (Fig. 69 *mc*) umgebildet. Da dieses später den Urmund umwächst und vermittelst desselben mit dem Darmrohr in Zusammenhang steht, wie der vorstehende Längsdurchnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator auf das deutlichste lehrt, findet sich eine dem Canalis neurentericus des Amphioxus (vergl. Fig. 58 *cn*) entsprechende Bildung (Fig. 69 *ne*) auch bei den Amphibien.

Tiefer greifenden Unterschieden in der Entwicklung des mittleren Keimblattes begegnen wir bei den mit reicherem Nahrungsdotter ausgestatteten und partiell sich furchenden Eiern der Fische, Reptilien und Vögel, sowie bei den Eiern der Säugethiere. Doch stellen sich auch hier die Verschiedenheiten als nebensächlicher Art heraus, während in den Hauptpunkten sich die Einheit des Entwicklungsprocesses für alle Wirbelthiere um so mehr nachweisen lässt, je genauer die einzelnen Stadien mit verbesserten Methoden untersucht worden sind. In der Beschreibung werde ich von der Entwicklung des Hühnchens und der Säugethiere schon deswegen ausgehen, weil diese Objekte bisher für alle Lehrbücher als Grundlage gedient haben, werde aber, soweit es nothwendig erscheint, die viel leichter zu erklärenden und für das Verständniss wichtigen Befunde, welche uns die Entwicklung der Elasmobranchier geliefert hat, in gebührender Weise berücksichtigen. Hierbei will ich zuerst die Veränderungen beschreiben, welche sich bei Betrachtung der Keimscheiben von der Fläche wahrnehmen lassen, und an sie zweitens die wichtigeren, durch Querschnittserien gewonnenen Resultate anschliessen.

An der aus 2 Blättern gebildeten und wie ein Uhrglas dem Dotter aufliegenden Keimscheibe des Hühnchens hatten wir nach den ersten Stunden der Bebrütung an der hinteren Grenze des hellen und des dunklen Fruchthofes (Fig. 70 *A*) die Sichel (*s*) und die Sichelrinne

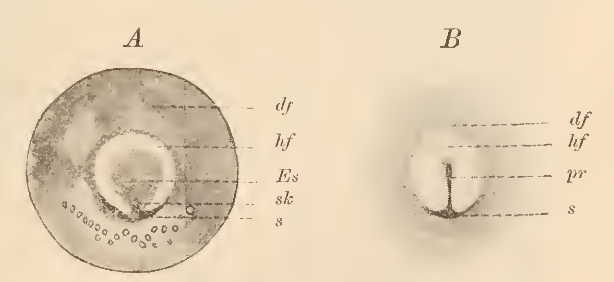


Fig. 70. *A* und *B*. 2 Keimscheiben eines Hühnereies in den ersten Stunden der Bebrütung nach Koller.
df, *hf* dunkler, heller Fruchthof, *s* Sichel, *sk* Sichelknopf, *Es* Embryonalschild, *pr* Primitivrinne.

und in ihrer Mitte eine Verdickung als Sichelknopf (*sk*) unterschieden und sie als die Stelle gedeutet, von der sich durch Umschlag das untere Keimblatt entwickelt.

In den folgenden Stunden der Bebrütung breiten sich die Keimblätter auf dem Dotter weiter aus, wobei sich auch der helle Fruchthof vergrössert und eine ovale Gestalt annimmt. Während jetzt die Sichel allmählich undeutlich wird, wächst der Sichelknopf sehr stark in die Länge aus und vergrössert sich zu einer in der Medianebene

gelegenen, streifenförmigen Trübung (Fig. 70 *B*, *pr*), welche die erste Anlage des Primitivstreifens (Axenplatte Remak's) ist, einer Bildung, deren Deutung den Embryologen viele Schwierigkeiten bereitet hat. Einige Stunden später ist der helle Fruchthof birnförmig geworden (Fig. 71), aus der Trübung ist der jetzt schärfer zu unterscheidende Primitivstreifen (*pr*) entstanden, der etwa 1 mm lang und 0,2 mm breit ist. Bald tritt mit immer grösserer Deutlichkeit in seiner Medianlinie eine von zwei kleinen Falten umgrenzte seichte Furche, die sogenannte Primitivrinne, hervor.

In der Umgebung der Primitivrinne lassen sich bei der Flächenansicht noch einige weitere Veränderungen, die durch die Anlage besonderer Organe veranlasst sind, jetzt und auf anschliessenden Entwicklungsstadien erkennen. Einmal markirt sich im vorderen Bereich des hellen Fruchthofes und in der directen Verlängerung des Primitivstreifens ein schmaler, trüber Zellenstreifen, der von Kölliker als der Kopffortsatz des Primitivstreifens bezeichnet worden ist und an Länge allmählich zunimmt. Zweitens tritt mehr und mehr in der Umgebung vom Primitivstreifen und Kopffortsatz desselben eine sich dann seitlich weiter ausdehnende Verdunkelung (Fig. 71) des hellen Fruchthofes auf, die mit der Entstehung des mittleren Keimblattes zusammenhängt.

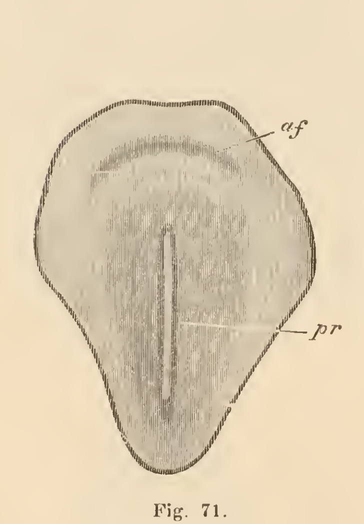


Fig. 71.

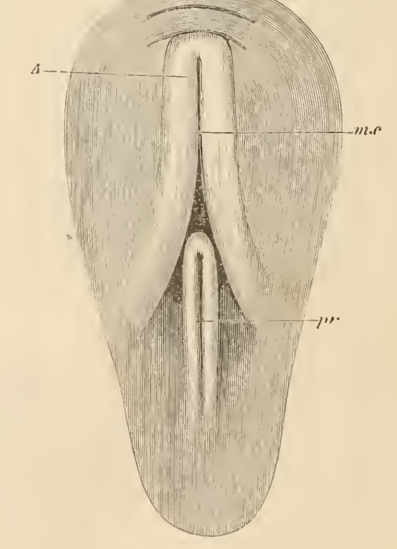


Fig. 72.

Fig. 71. Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs im Blastoderm eines Hühnchens kurz nach der Bildung der Primitivrinne, nach Balfour.

pr Primitivstreifen mit Primitivrinne; *af* Amnionfalte. Die dunklere Schattirung in der Umgebung des Primitivstreifens bezeichnet die Ausdehnung des Mesoblasts.

Fig. 72. Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs einer Keimhaut von 18 Stunden, nach Balfour.

Der dunkle Fruchthof ist weggelassen; der birnförmige Umriss bezeichnet die Grenze des hellen Fruchthofs. An der Stelle, wo die beiden Medullarwülste in einander umbiegen, sieht man eine kleine krumme Linie, welche die Kopffalte darstellt. Vor ihr liegt eine zweite mit ihr concentrisch verlaufende Linie, die Anlage der Amnionfalte. *A* Medullarwülste, *mc* Medullarfurche, *pr* Primitivrinne.

In einem noch späteren Entwicklungsstadium (Fig. 72) am Anfang des zweiten Bebrütungstages erscheint die erste Anlage des Centralnervensystems im vorderen Bereiche der Keimscheibe. Oberhalb des Kopffortsatzes entstehen in einiger Entfernung von einander die beiden Medullarfalten (*A*), welche die breite Rückenfurche (*mc*) begrenzen, mit ihren vorderen Enden in einander übergehen, nach rückwärts aber niedriger werden und hier das vordere Ende des Primitivstreifens (*pr*) zwischen sich fassen. Rückenfurche (*mc*) und Primitivrinne (*pr*) dürfen nicht mit einander verwechselt werden, was in früheren Decennien der Embryologie geschehen ist; beide sind ganz selbständige und verschiedenartige Bildungen, die gleichzeitig und unabhängig von einander bestehen, wie die Figur 72 lehrt.

Primitivstreifen und Primitivrinne bleiben noch lange Zeit, ohne bedeutendere Veränderungen zu erfahren, erhalten (Fig. 73 *pr*). Sie nehmen stets das hintere Ende des embryonalen Körpers ein, das sich durch seine wenig differenzirte Beschaffenheit auch auf Stadien auszeichnet, wo die Entwicklung der einzelnen Körperorgane schon in vollem Gange ist. Der vor ihnen gelegene Embryonalbezirk dagegen, welcher ursprünglich zur Zeit des Auftretens des Kopffortsatzes so klein ist, verlängert sich in bedeutendem Maasse und differenzirt sich dabei in die einzelnen Organe des Körpers und zwar so, dass der Differenzirungsprocess von vorn beginnt und nach rückwärts nach der Primitivrinne zu fortschreitet, wie beim Amphioxus und den Amphibien. Die Medullarfalten legen sich mit ihren Rändern an einander und beginnen vom Kopf- nach dem Schwanzende zum Nervenrohr (*hb*¹ *hb*² *hb*³ *mf*) zu verschmelzen. Jetzt machen

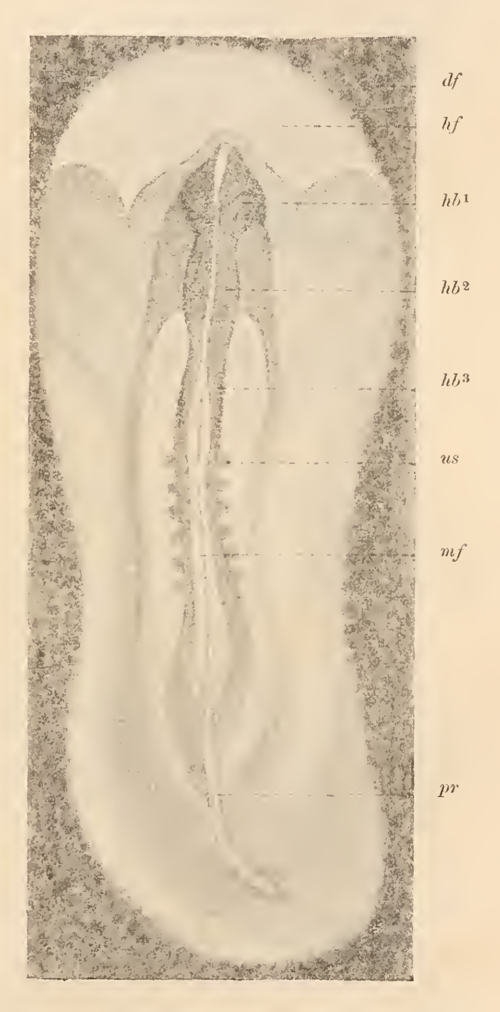


Fig. 73. Keimhaut des Hühnchens, 33 Stunden bebrütet. Nach M. DUVAL.
Man sieht den hellen Fruchthof *hf*, von einem Stück des dunklen Fruchthofes *df* umgeben. Die Anlage des Nervensystems ist vorn nahezu geschlossen und in die 3 Hirnblasen *hb*¹, *hb*², *hb*³ gegliedert, nach hinten ist die Medullarfurche *mf* noch offen. Zu beiden Seiten derselben liegen 6 Ursegmente *us*. Das hintere Ende der Embryonalanlage wird vom Primitivstreifen mit der Primitivrinne *pr* eingenommen.

sich auch im Innern des Körpers zu beiden Seiten des Nervenrohrs die später erst genauer zu untersuchenden Urwirbel oder Ursegmente (*us*) bemerkbar, deren Zahl sich gleichfalls durch eine nach dem Schwanzende zu stattfindende Neubildung beständig vermehrt.

Wenn eine grössere Anzahl von Ursegmenten entstanden ist, beginnt die Primitivrinne bei der äusseren Untersuchung des Embryo zu verschwinden; sie wird nämlich von den Medullarfalten umwachsen, und indem dieselben auch hier verschmelzen, in den Endabschnitt des Nervenrohrs aufgenommen. Zu dieser Zeit ist von GASSER, BRAUN, HOFFMANN etc. bei Embryonen mehrerer Vogelarten ein bemerkenswerther und für die Deutung der Primitivrinne wichtiger Befund gemacht worden. Am vorderen Ende der letzteren ist ein enger Canal entstanden, der in schräger Richtung vom Nervenrohr unter das Darmdrüsenblatt führt und beide in ähnlicher Weise verbindet, wie es beim Amphioxus und den Amphibien durch Vermittelung des Urmundes geschieht. Ein schematischer Längsschnitt durch das hintere Ende des Hühnchens (Fig. 74) zeigt uns diese wichtige Verbindung (*nc*), welche genau dem von einem Amphibienembryo dargestellten Befund in Figur 69 entspricht.

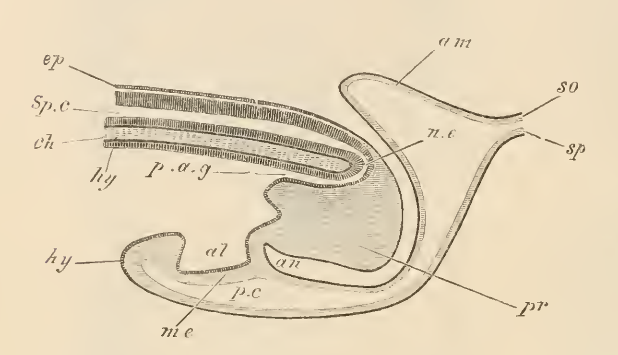


Fig. 74. Schematischer Längsdurchschnitt durch das Hinterende eines Hühnerembryos zur Zeit der Bildung der Allantois nach BALFOUR.

Der Schnitt zeigt, dass das Nervenrohr *sp.c* an seinem Ende mit dem Enddarm *p.a.g* durch einen Canalis neurentericus *n.e* zusammenhängt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens *pr*, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist. *ep* äusseres Keimblatt. *ch* Chorda. *hy* Darmdrüsenblatt. *al* Allantois. *me* mittleres Keimblatt. *an* die Stelle, wo der After entstehen wird. *am* Amnion. *so* Hautplatte. *sp* Darmplatte.

Noch deutlicher und schon auf früheren Stadien ist ein solcher neurenterischer Canal (Canalis neurentericus) bei den Elasmobranchiern und Reptilien beobachtet worden, während er bei den Teleostiern wegen besonderer nebensächlicher Verhältnisse allein nicht zur Entwicklung kommt[1]).

Ganz ähnliche Bilder, wie beim Hühnchen, liefert uns die Unter-

---

1) Bei den Elasmobranchiern wird der Urmund sehr frühzeitig von den Medullarwülsten umwachsen und stellt dann am Grund der Nervenrinne und später des Rohres eine längere Zeit persistirende canalartige Verbindung mit dem Darmraum her.

Bei den Reptilien ist der Primitivstreif sehr kurz und dreieckig und lässt bald, noch ehe sich andere Organe differenzirt haben, bei manchen Arten an seinem vorderen Ende eine Öffnung erkennen, die zu dem unter der Keimscheibe gelegenen, von Dotter ausgefüllten Raum führt. Später wandelt sich die Öffnung zu einem Canal um, dessen aus Cylinderzellen zusammengesetzte Wand nach oben mit dem äusseren, nach unten mit dem inneren Keimblatt continuirlich zusammenhängt. Dann wird derselbe von den sich vor ihm anlegenden Medullarwülsten umwachsen und stellt jetzt einen echten Canalis neurentericus dar, der bei manchen Arten schon vor Abschluss des Medullarrohrs zu obliteriren scheint, in anderen Fällen dagegen sich noch längere Zeit erhält.

suchung der Embryonalanlage eines Säugethieres. Wenn dieselbe ovale Form angenommen hat, verlängert sich die Trübung am hinteren Ende oder der Endwulst (Fig. 53 *hw*), welcher mit der Sichel der Vögel verglichen wurde, in den Primitivstreifen, der etwa die hintere Hälfte der Embryonalanlage einnimmt (Fig. 75 *A*, *pr*) und eine später deutlicher hervortretende Rinne mit einem linken und rechten Faltenrand umgrenzt.

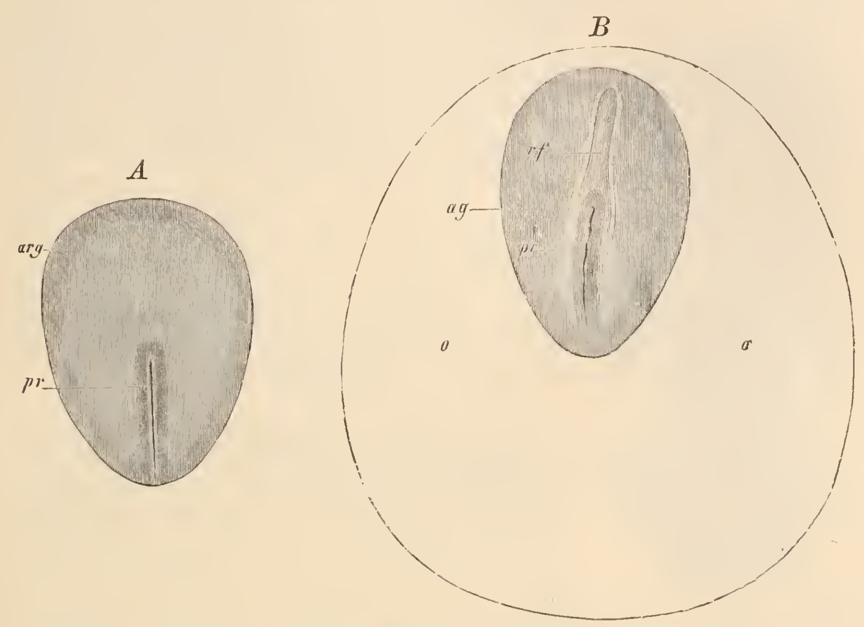


Fig. 75 *A*. Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen. (Nach Kölliker *arg* Embryonalanlage, *pr* Primitivstreifen.

Fig. 75 *B*. Gefässhof (*o*) **und Embryonalanlage** (*ag*) **eines Kanincheneies von 7 Tagen** nach Kölliker.
o Gefässhof (area opaca), *ag* Embryonalanlage, *pr* Primitivrinne, *rf* Rückenfurche.

(Man vergleiche hierzu Fig. 71 vom Hühnchen). Später erscheint auch hier, ebenso wie beim Hühnchen, ein schmaler trüber Streifen am vorderen Ende des Primitivstreifens, der Kopffortsatz desselben, und zerlegt den vorderen Theil der Embryonalanlage in eine linke und rechte Hälfte. Nach einiger Zeit entwickeln sich zu beiden Seiten des Kopffortsatzes die Medullarwülste (Fig. 75 *B*), welche die breite Rückenfurche (*rf*) begrenzen, nach vorn bogenförmig in einander umbiegen, nach hinten aber etwas auseinanderweichen und den Anfang der Primitivrinne (*pr*) umfassen. Das Bild entspricht dem in Figur 72 dargestellten Befund vom Hühnchen.

Von jetzt ab wächst der vordere Theil der Embryonalanlage viel stärker in die Länge als der hintere Theil mit der Primitivrinne, welche sich bei den Säugethieren bis in späte Stadien der Entwickelung nahezu unverändert erhält, aber an Länge nicht nur relativ, sondern auch absolut abnimmt.

Gleichzeitig geht die Embryonalanlage aus der ovalen in eine ausgeprägt sohlenartige Form über. Ein derartiger Embryo ist in Fig. 76 dargestellt. An seinem hinteren Ende ist, von den Medullarwülsten

(*rf*) zum Theil umfasst, der Primitivstreifen *pr* zu sehen. Das mittlere Keimblatt ist schon vollständig entwickelt, auch haben sich schon in der späteren Halsgegend 3 Paar Urwirbel zu beiden Seiten der Chorda abgesondert.

Wie bisher in den verschiedenen Punkten, so findet auch in der Existenz eines Canalis neurentericus eine Uebereinstimmung mit den Vögeln und Reptilien statt. Der Canal scheint zwar nicht so deutlich wie bei diesen ausgeprägt zu sein und ist daher bis jetzt fast stets übersehen worden. Sein Vorhandensein ist indessen durch die gründliche Untersuchung von Heape für den Keim des Maulwurfs und von v. Beneden für das Kaninchen, die Maus und Fledermaus nachgewiesen. Auf einem Stadium, welches dem in Figur 75 *B* dargestellten entspricht, geht vom Grunde der noch weit geöffneten Medullarfurche, wo sie den Primitivstreifen umfasst, durch letzteren ein sehr enger Canal in schräger Richtung hindurch und führt, wie eine Serie von Querschnitten lehrt, von aussen in das Innere der Keimblase hinein.

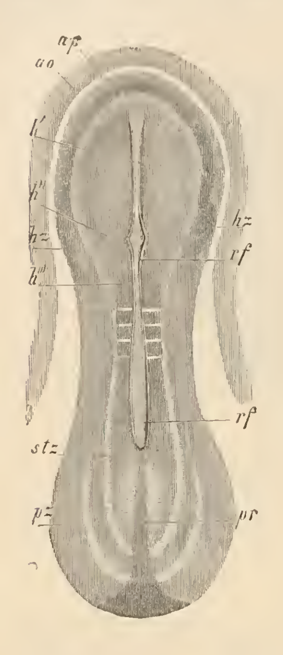


Fig. 76. Ein Kaninchenembryo mit einem Theile der Area pellucida von 9 Tagen. Vergr. 22mal. Nach Kölliker.

Ap Area pellucida, *ao* Area opaca, *h'* Medullarplatte in der Gegend der späteren 1. Hirnblase; *h''* dieselbe in der Gegend des späteren Mittelhirns, woselbst die Rückenfurche *rf* eine Erweiterung zeigt, *h'''* Medullarplatte in der Gegend der späteren 3. Hirnblase; *hz* Anlage des Herzens; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *pr* Rest des Primitivstreifens.

Ich bin beim Primitivstreifen länger verweilt und habe sein erstes Auftreten und seine Lagebeziehungen zu anderen Organen ausführlicher erörtert, weil er ein entwicklungsgeschichtlich sehr wichtiges und in seiner Bedeutung noch vielfach discutirtes Gebilde darstellt. Er entspricht nämlich dem Urmund der niederen Wirbelthiere und ist wichtig als der Ort, von welchem aus das mittlere Keimblatt seinen Ursprung nimmt. Indem ich eine Erörterung der Gründe, welche uns berechtigen die Primitivrinne als Urmund zu bezeichnen, für später verschiebe, will ich gleich die Entwicklung des mittleren Keimblattes in das Auge fassen. Ueber dieselbe geben Querschnitte Auskunft, welche wie bei den Amphibien 1) vor der Primitivrinne, 2) im Bereich derselben und 3) nach rückwärts von ihr an jüngeren und älteren Embryonalanlagen anzufertigen sind.

An Embryonalanlagen, die sich auf dem in den Figuren 70 *B*, 71 und 75 dargestellten Stadium befinden, ist das mittlere Keimblatt in der nächsten Umgebung der Primitivrinne bereits angelegt und bedingt eine zu beiden Seiten und nach vorn von ihr auftretende Trübung. Querschnitte durch den Kopffortsatz des Primitivstreifens lassen jetzt zwischen Amphioxus und den Amphibien einerseits, den Elasmobranchiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren andererseits eine vollständige Uebereinstimmung in einem fundamentalen Punkte constatiren.

Längs eines schmalen, in der Medianebene gelegenen Streifens, dort vor dem Urmund, hier vor der Primitivrinne, wird die Embryonalanlage nur von 2 Keimblät-

tern gebildet, von welchen das untere zur Chorda zu werden bestimmt ist. Zu beiden Seiten dieses Bezirks geht plötzlich bei allen Wirbelthieren die zweiblättrige in eine dreiblättrige Anlage über, indem auf das obere Keimblatt das mittlere und auf dieses das Darmdrüsenblatt folgt.

Im Einzelnen gestalten sich die Verhältnisse bei den Elasmobranchiern, Vögeln und Sängethieren, wie die nebenstehenden Figuren 77—79 lehren.

Bei den Elasmobranchiern ist auf dem Querschnitt die Rückenfurche deutlich ausgeprägt (Fig. 77 *A mp*). Unter ihr liegt nur, wie bei Amphioxus und den Tritonen, eine einzige Schicht hoher cylindrischer Zellen (*ch*), die Anlage der Chorda; seitwärts geht dieselbe in eine mehrschichtige kleinzellige Masse über, die sich gleich darauf in 2 durch

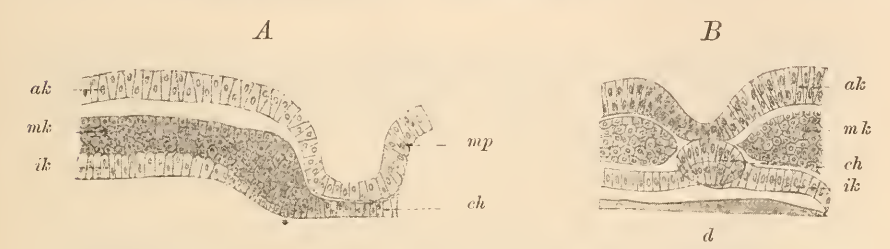


Fig. 77 *A* und *B*. Querschnitte durch die Keimscheibe eines Elasmobranchiers. Copie nach Balfour's Monographie. Taf. IV Fig. 8a und Taf. IX Fig. 1a.
Von Schnitt *A* ist nur die linke Hälfte abgebildet worden.
ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt; *ch* Chorda; *mp* Medullarplatte; *d* Dotter.

einen Spalt deutlich geschiedene Blätter sondert, in das aus kleinen polygonalen Zellen zusammengesetzte mittlere Keimblatt (*mk*) und in das Darmdrüsenblatt (*ik*), das hier aus einer einfachen Lage hoher cylindrischer Zellen besteht. An der mit einem Stern bezeichneten Stelle hängen Chordaanlage, mittleres und inneres Keimblatt mit einander zusammen. Auf einem späteren Stadium (Fig. 77 *B*) erfolgt hier, wie bei Tritonen, eine Trennung der 3 Anlagen und wir erhalten 1) einen runden Chordastrang (*ch*), der sich in der schon früher beschriebenen Weise durch Einfaltung gebildet haben wird, 2) zu seinen beiden Seiten die kleinzellige Masse des durch die Chorda in 2 Hälften getrennten mittleren Keimblattes (*mk*), 3) das Darmdrüsenblatt (*ik*), dessen beide Hälften, die uns das vorhergehende Stadium getrennt zeigte, sich nun unter der Chorda entgegengewachsen sind und zu einem Blatt zu verschmelzen im Begriff stehen.

Ein ähnliches Bild liefert ein Querschnitt durch den Kopffortsatz des Hühnerkeims (Fig. 78). Unter dem äusseren Keimblatt findet sich in der Medianebene und vor der Primitivrinne nur

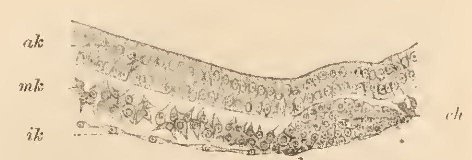


Fig. 78. Querschnitt durch die Keimhaut eines Hühnchens, an welcher die ersten Spuren der Chorda und Medullarfurche zu sehen sind. Nach Balfour und Deighton.
Der Schnitt geht durch die Chordaanlage vor dem Primitivstreifen. Der rechts von der Chordaanlage gelegene Theil des Schnittes ist nicht mit abgebildet.
ak Aeusseres, *mk* mittleres, *ik* inneres Keimblatt, *ch* Chordaanlage.

die Anlage der Chorda (*ch*); sie setzt sich an der mit einem Stern gekennzeichneten Stelle seitwärts fort in das kleinzellige mittlere Keimblatt und in das Darmdrüsenblatt, das eine einfache Lage sehr plattgedrückter Zellen ist.

Dasselbe gilt vom Querschnitt durch ein entsprechendes Entwicklungsstadium eines Säugethieres (Fig. 79). Die Anlage der Chorda (*ch*)

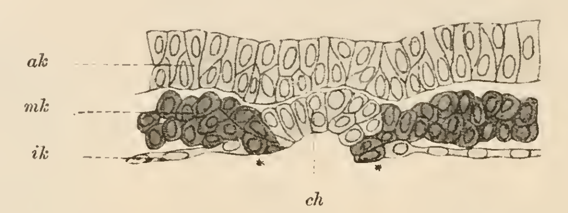


Fig. 79. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Maulwurfs, die sich etwa auf dem in Figur 75 *B* vom Kaninchen dargestellten Stadium befindet. Nach Heape.

Der Schnitt ist durch die Chordarinne (*ch*) hindurchgeführt, etwas weiter nach vorn, als der in Fig. 81 dargestellte Schnitt, welcher eine als Urmund zu deutende Stelle der Embryonalanlage getroffen hat.

ak Aeusseres, *mk* mittleres, *ik* inneres Keimblatt, *ch* Chordaanlage.

ist in vorliegendem Fall eine einfache Schicht von Cylinderzellen; sie hat sich bereits zur Chordarinne, wie es in Figur 68 *A* von Triton dargestellt ist, zusammengekrümmt. Seitwärts schliesst sich wieder eine kleinzellige Masse an, die an der mit dem Stern bezeichneten Stelle in 2 Blätter auseinanderweicht: 1) in das kleinzellige, mehrschichtige mittlere Keimblatt (*mk*) und 2) in das Darmdrüsenblatt, das wieder als eine einzige Lage platt gedrückter Zellen erscheint (*ik*). An älteren Embryonen isoliren sich die Anlagen und unter der Chorda kommen die beiden Hälften des Darmdrüsenblattes zur Vereinigung. In seinen neueren Untersuchungen zur Entwicklung der Säugethiere stellt denn auch Ed. van Beneden den Satz auf, dass in der Bildung des mittleren Keimblatts und der Leibeshöhle bei den Säugethieren Verhältnisse bestehen, die mit denen der Amphibien übereinstimmen.

Weitere Uebereinstimmung mit den Befunden, welche uns die Untersuchung der Tritonen dargeboten hat, liefert eine Reihe von Querschnittsbildern durch die Primitivrinne, den obliterirten Urmund. Bei allen Wirbelthieren ist dies die einzige Stelle der ganzen Embryonalanlage, in deren Bereich alle drei Keimblätter, wenn auch nur in geringer Ausdehnung, unter einander verschmolzen sind, und sich als gesonderte Lagen nicht unterscheiden lassen, während sie seitwärts davon durch einen Spalt deutlich getrennt sind.

Figur 80 stellt einen Querschnitt durch eine Embryonalanlage des Hühnchens dar, an welcher die Primitivrinne deutlich entwickelt, aber von den Medullarwülsten noch keine Spur zu sehen ist. Das äussere Keimblatt (*ak*) wird von einer einfachen Lage hoher Cylinder-Zellen, das untere Keimblatt (*ik*) von einer einfachen Lage stark abgeplatteter Elemente gebildet. In den zwischen beiden vorhandenen Spaltraum drängt sich zu beiden Seiten der Primitivrinne eine Masse mehrfach übereinander geschichteter kleiner Zellen hinein, das mittlere Keimblatt (*mk*). Dasselbe geht im Bereich der Primitivrinne (*pr*) in das äussere Keimblatt, dessen Zellen sich hier in Wucherung befinden, continuirlich

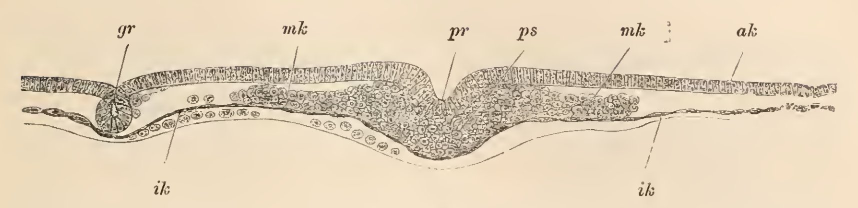


Fig. 80. Querschnitt durch die Mitte des Primitivstreifens einer Keimscheibe, die sich auf dem in Figur 70 *B* dargestellten Entwicklungsstadium befindet. Nach Koller.

In einiger Entfernung von der Primitivrinne sieht man auf der linken Seite der Figur den Durchschnitt der Grenzrinne von His. Auf der rechten Seite ist sie noch wenig entwickelt.

ak, *ik*, *mk*, Aeusseres, inneres, mittleres Keimblatt; *pr* Primitivrinne; *ps* Primitivstreifen; *gr* Grenzrinne.

über, während es mit seinen seitlichen Flügeln durch einen Spalt von ihm getrennt ist. Das untere Keimblatt ist von Koller, aus dessen Arbeit die vorliegende Figur entnommen ist, überall als eine getrennte Lage abgeplatteter Zellen gezeichnet. Nach anderen Zeichnungen und Angaben, auch solchen, welche die ähnliche Reptilienentwicklung betreffen, glaube ich aber annehmen zu müssen, dass eine Strecke weit unter der Primitivrinne das mittlere Keimblatt als getrennte Schicht vom unteren ebensowenig als vom oberen zu unterscheiden ist.

Sehr instructiv ist ein Querschnitt durch die Primitivrinne einer Embryonalanlage eines Säugethiers (Fig. 81). Die Rinne (*u*) schneidet

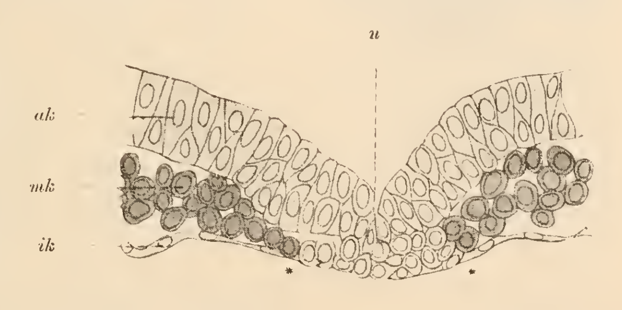


Fig. 81. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Maulwurfs, die sich etwa auf dem in Fig. 75 *B* vom Kaninchen dargestellten Stadium befindet. Nach Heape.

Der Schnitt ist durch die Primitivrinne geführt, etwas nach hinten von dem in Fig. 79 dargestellten Querschnitt. Bezeichnungen wie oben.

tief in eine kleinzellige Masse hinein. An dieser Stelle sind alle 3 Keimblätter untereinander verschmolzen; erst seitlich sind sie durch deutliche Spalten gesondert und ein jedes an seiner characteristischen Zellenart kenntlich, das äussere (*ak*) an den hohen, das untere (*ik*) an den stark abgeplatteten und das mittlere (*mk*) an den kleinen, mehr kugeligen oder polygonalen Zellen.

Eine Uebereinstimmung mit der Entwicklung der Amphibien fehlt endlich auch nicht an Schnitten, die nach rückwärts von der Primitivrinne durch die Embryonalanlage der Vögel, Reptilien und Säugethiere hindurchgelegt werden. Auch nach rückwärts beginnt sich das mittlere Keimblatt auszubreiten, tritt hier aber nicht wie im vorderen Abschnitt der Embryonalanlage in Form paariger Anlagen, vielmehr als eine einzige zusammenhängende Zellenmasse auf. Auch diese steht nur im Bereich des hinteren Endes des Primitivstreifens mit den beiden primären Keimblättern in Verbindung, ist aber sonst von beiden überall deutlich getrennt.

Zur Vervollständigung obiger Befunde mögen sich gleich noch einige Angaben über das weitere Wachsthum des mittleren Keimblattes anschliessen, über welches Querschnitte durch Embryonen verschiedenen Alters Aufschluss geben. Vom Ort seiner ersten Entstehung oder der Umgebung der Primitivrinne aus breitet sich das mittlere Keimblatt allseits zwischen den primären Keimblättern weiter aus. Zuerst ist es nur auf die Embryonalanlage selbst beschränkt, hierauf schiebt es sich in den hellen Fruchthof hinein, schliesslich ist es auch in dem dunklen Fruchthof anzutreffen. Ueberall und stets erscheint es bei seiner Ausbreitung als eine völlig selbständige, gegen die Umgebung durch Spalträume abgesetzte, mehrere Zellen dicke Schicht. Nur an der Primitivrinne, die sich auch bei älteren Embryonen, wie uns schon die Betrachtung von der Fläche gelehrt hat, am hinteren Körperende lange Zeit erhält, wird es ausnahmslos eine kleine Strecke weit mit innerem und äusserem Keimblatt in Vereinigung gefunden. Selbst auf dem Stadium, wo durch den Primitivstreifen der Canalis neurentericus hindurchgeht und den Darmraum (unter dem Darmdrüsenblatt *hy*) mit dem Nervenrohr communiciren lässt, sehen wir die zellige Auskleidung des Kanals und das mittlere Keimblatt verschmolzen, so dass in dieser Gegend noch zwischen allen 3 Keimblättern ein Zusammenhang stattfindet. Man vergleiche die nebenstehenden Durchschnitte durch Embryonen von Lacerta muralis.

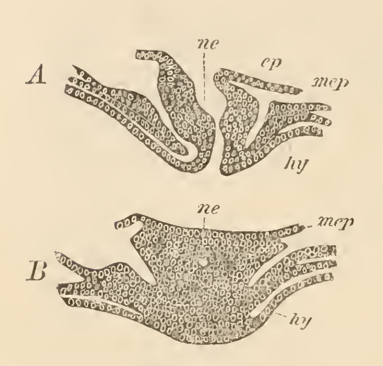


Fig. 82. Querschnitte durch das hintere Ende eines jungen Embryo von Lacerta muralis. Nach Balfour.

In Figur *A* ist der neurenterische Canal der Länge nach getroffen; in Figur *B* nur eine nach hinten gerichtete Ausstülpung desselben. Da die Querschnitte die Längsaxe des Embryo wahrscheinlich nicht genau rechtwinklig getroffen haben, ist in Figur *A* nur auf der rechten Seite das mittlere Keimblatt mit der Kanalwand verschmolzen, links dagegen abgelöst, während in der Figur *B* der Zusammenhang beiderseits vorhanden ist.

ne neurenterischer Canal. *ep* Aeusseres, *mep* mittleres, *hy* unteres Keimblatt.

Nach Besprechung der thatsächlichen Verhältnisse ist die Frage zu beantworten: 1) was bedeutet die Primitivrinne, 2) wie entwickelt sich das mittlere Keimblatt?

In der Deutung der Primitivrinne stelle ich mich, wie aus dem Obigen hervorgeht, vollständig auf die Seite derjenigen Forscher, welche wie Balfour, Hatschek, Kupffer, Hoffmann, v. Beneden, L. Gerlach, Rückert etc. in ihr eine dem Urmund niederer Wirbelthiere gleichwerthige, nur etwas modificirte Bildung erblicken und die Primitivfalten den seitlichen, nur dicht zusammengedrückten Lippen des Urmunds vergleichen. Nun habe ich schon auf einem früheren Stadium die Sichelrinne der Vögel (Fig. 45 *B, s*) und das Prostoma (Fig. 47 *u*) der Reptilien, da sich an ihnen das untere Keimblatt einfaltet, als Urmund bezeichnet. Nach meiner Meinung sind beide Rinnen identische Bildungen, die durch Lage- und Formveränderungen aus einander in der Weise hervorgegangen sind, dass der zuerst querverlaufende Spalt sich in einen längsgerichteten umwandelt. Für die Reptilien hat dies Kupffer mit Sicherheit bewiesen. Nach seinen Zeichnungen geht z. B. bei Emys europaea die in Figur 83 *A*

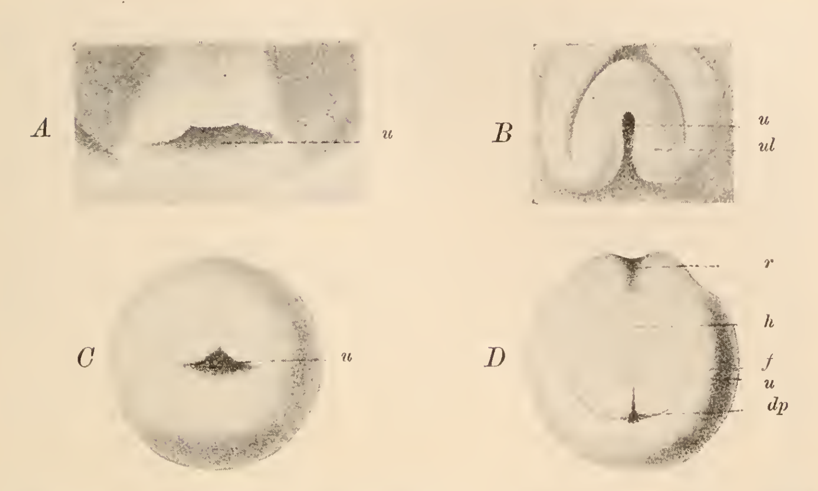


Fig. 83. A u. B. Ein Stück einer jüngeren und einer älteren Embryonalanlage von Emys Europaea, mit dem Prostoma oder Urmund (*u*) nach KUPFFER.
ul Urmundlippe.
C u. D. 2 Eier von Triton taeniatus vom Urmund aus gesehen, das eine 30 Stunden, das andere 53 Stunden nach künstlicher Befruchtung.
u Urmund, *h* Höcker zwischen Urmund und Rückenrinne, *f* halbkreisförmige Furche, welche das Urmundfeld einschliesst, *dp* Dotterpfropf.

dargestellte quere Einsenkung (*u*) auf einem späteren Stadium in die daneben gezeichnete Form (Fig. 83 *B*, *u*) über. Auch spricht hierfür der Umstand, dass schon bei den Amphibien sich eine ganz entsprechende Umwandlung des Urmunds vollzieht. Wie die umstehenden Abbildungen (Fig. 83 *C* u. *D*) zeigen, ist der Urmund bei seinem frühesten Auftreten ein quergerichteter Spalt (Fig. 83 *C*, *u*). Dann wird er kreisrund und umschliesst mit seinen Lippen eine nach aussen hervorschauende Fortsetzung der in's Innere aufgenommenen Dottermasse, den Dotterpfropf, verengt sich und geht nach vorn in eine längsgerichtete Rinne über. Schliesslich erscheint er (Fig. 83 *D*, *u*) als eine am Ende der Medullarfurche gelegene tiefe Rinne mit einer kleinen, von einem Dotterpfropf ausgefüllten, kreisrunden Oeffnung.

Für die Deutung der Primitivrinne als Urmund lassen sich 3 nicht unwichtige Gesichtspunkte geltend machen.

Erstens ist der Primitivstreifen, auch wenn eine offene Canalbildung fehlt, der einzige Ort in der ganzen Keimscheibe, an welchem jeder Zeit, wie am Urmund der Amphibien, ein Zusammenhang aller Keimblätter stattfindet.

Zweitens entwickeln sich bei den höheren Wirbelthieren die einzelnen Hauptorgane des Körpers, wie Chorda, Nervenrohr, Urwirbel, in derselben Weise vor dem Primitivstreifen, wie bei dem Amphioxus und den Amphibien vor dem Urmund. Beide nehmen stets das hintere Körperende ein. Der sogenannte Kopffortsatz des Primitivstreifens ist nichts Anderes als die erste Anlage der Chorda.

Drittens kann man in den Oeffnungen, die als Canales neurenterici im Primitivstreifen auf einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium desselben bei Vögeln, Reptilien und Säugethieren nachgewiesen worden sind, noch einen Hinweis darauf erblicken, dass hier von Anfang an eine offene Verbindung zwischen innerem und äusserem Keimblatt

vorgelegen hat, dass diese Verbindung durch Verlöthung der Urmundränder geschwunden ist, sich aber theilweise in Folge begünstigender Wachsthumsprocesse wieder herstellen kann. Zugleich vermittelt der Canalis neurentericus, wo er im Primitivstreifen wieder auftritt, in durchaus derselben Weise wie der Urmund des Amphioxus, der Amphibien und Elasmobranchier eine sehr characteristische Verbindung zwischen dem hinteren Ende des Nerven- und des Darmrohrs (vergleiche Fig 69 mit Fig 74 *ne*).

Bei der Deutung der Primitivrinne als Urmund muss ich noch einer etwas abweichenden Ansicht entgegentreten. Balfour, Rauber und Rueckert erblicken in der Primitiv- und Sichelrinne nur einen kleineren Theil des Urmunds, als grösseren Theil desselben deuten sie den von dem gesammten Keimscheibenrand umspannten Bezirk, der von der Dottermasse eingenommen wird, und bezeichnen ihn als den Dotterblastoporus[1]). Nach ihrer Auffassung, wie auch nach der ursprünglichen Annahme von Haeckel, ist die zweiblätterige Keimscheibe eine flach ausgebreitete Gastrula, die mit ihrem Urmundrand der Dotterkugel aufliegt, sie allmählich umwächst und gleichsam wie einen Nahrungsballen schliesslich vollständig in ihr Inneres aufnimmt. Die Primitivrinne ist ein kleiner, vom Ganzen abgesonderter Theil des Urmundes, welcher mit der Entwickelung des mittleren Keimblattes in Zusammenhang steht. Beide Theile trennen sich vollständig von einander und schliessen sich zu verschiedenen Zeiten, ein jeder für sich, der Dotterblastoporus oft spät an dem vom Embryo abgewendeten Pole des Dottersackes.

Eine derartige Annahme eines doppelten Urmundes scheint mir nicht haltbar zu sein. Als Urmund schlage ich vor nur diejenige Stelle des Keims zu bezeichnen, an welcher wirklich, wie bei der Gastrulabildung des Amphioxus und der Amphibien, eine Einstülpung von Zellen stattfindet, wodurch die Furchungshöhle verdrängt wird. Ein solcher Process vollzieht sich bei den Elasmobranchiern nur an dem halbmondförmigen hinteren Theil des Keimscheibenrandes, bei den Reptilien und Vögeln überhaupt nicht am Rand der Keimscheibe, sondern in einiger Entfernung von ihr an der Grenze des hellen und des dunklen Fruchthofes. An einem ganz kleinen Bezirk entsteht hier als Einstülpungsöffnung das Prostoma der Reptilien, die Sichel- und Primitivrinne der Vögel. Von den genannten Stellen geht später dann auch einzig und allein die Entwicklung des mittleren Keimblattes aus.

Eine ganz andere Bedeutung besitzt der vordere Rand der Keimscheibe der Elasmobranchier und der ganze Keimscheibenrand der Reptilien und Vögel. Derselbe zeigt ein anderes Verhalten als die Primitivrinne oder der Urmundrand; er ist eine Besonderheit der meroblastischen Eier, die mit der Entstehung der partiellen Furchung auf das innigste zusammenhängt. Er bezeichnet uns die Stelle, an welcher der gefurchte in den nicht gefurchten Theil des Keims übergeht, an welcher im Dotter freie Kerne lagern und durch Vermittelung derselben eine Nachfurchung noch bis in späte Stadien des Entwickelungsprocesses und so auch zu der Zeit stattfindet, wo durch die am Urmund eintretende Einstülpung die

1) Rauber hat für die verschiedenen Abschnitte, die er für den Urmund annimmt, die Bezeichnungen Prostoma sulcatum longitudinale (Primitivrinne), Prostoma sulcatum falciforme (Sichelrinne) und Prostoma marginale (Dotterblastoporus) vorgeschlagen.

beiden primären Keimblätter gebildet sind. Auf Kosten des durch Nachfurchung sich fortwährend vermehrenden Zellenmaterials vergrössern sich die Keimblätter an der Uebergangsstelle in den Dotter und wachsen so allmählich über den ungefurcht bleibenden Theil herüber. Während am Urmund Einstülpung bereits vorhandener Zellen statt findet, erfolgt am Keimscheibenrand Neubildung von Zellen, dadurch Vergrösserung des Randtheils und Umwachsung des Dotters. Ich schlage daher für ihn den Namen Umwachsungsrand der Dotterkugel vor. Von einer besonderen Oeffnung oder einem Dotterblastoporus kann nicht die Rede sein, da der Dotter zum Keim organisch hinzugehört, wie er denn auch in den gefurchten Theil desselben vermittelst der Dotterkerne continuirlich übergeht.

Wenn wir zwischen den Thieren mit meroblastischen Eiern und den Amphibien einen Vergleich anstellen wollen auf einem Stadium, wo die Gastrulation noch nicht beendet ist, so entspricht der Urmund der Amphibien, der auf dem nebenstehenden Durchschnitt durch eine Tritongastrula mit dem Buchstaben *u* gekennzeichnet ist, dem Prostoma der Reptilien und der Sichel- und späteren Primitivrinne der Vögel; die noch frei zu Tage liegende Masse der Dotterzellen dem noch nicht von den Keimblättern umwachsenen Dottermaterial; die mit einem Stern bezeichnete Stelle, an der bei den Amphibien die kleinzellige Schicht in den Haufen der Dotterzellen übergeht, oder die Randzone Götte's dem Umwachsungsrand der meroblastischen Eier.

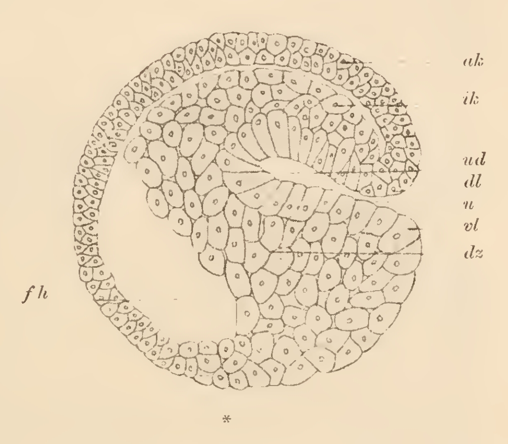


Fig. 84. Längsdurchschnitt durch eine Gastrula von Triton. Siehe Erklärung Fig. 41 auf Seite 69.

An zweiter Stelle ist die Frage aufgeworfen worden: Wie entwickelt sich das mittlere Keimblatt der Wirbelthiere? Die Antwort lautet: durch einen Faltungsprocess in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus lanceolatus. Ich begründe diese Antwort damit, dass sich die einzelnen Vorgänge in der Entwickelung des mittleren Keimblattes mit entsprechenden Vorgängen des Amphioxus lanceolatus in Beziehung setzen lassen.

Bei der fundamentalen Bedeutung der Angelegenheit stelle ich die Punkte, hinsichtlich derer eine Uebereinstimmung bei allen Wirbelthieren hat nachgewiesen werden können, in übersichtlicher und präciser Weise in 6 Paragraphen zusammen.

1) Der Keim ist bei allen Wirbelthieren, bevor die Chorda gebildet ist, im Bereich eines vor dem Urmund und der Primitivrinne gelegenen Mittelstreifens zweiblätterig. Er setzt sich hier zusammen aus der Medullarplatte und aus der Chordaanlage, welche an der Begrenzung des Darmraums Theil nimmt.

2) Zu beiden Seiten dieses Mittelstreifens wird der Keim drei-

blätterig, wenn wir das mittlere Keimblatt als ein einfaches Blatt aufführen; er wird vierblätterig, wenn wir dasselbe aus einer parietalen und aus einer visceralen Zellenlage bestehen lassen, welche anfänglich fest aufeinander gepresst sind und erst später mit dem Auftreten der Leibeshöhle in thatsächlicher Trennung erscheinen.

3) Bei keinem Wirbelthiere entstehen die mittleren Keimblätter durch Abspaltung, sei es vom äusseren, sei es vom inneren Grenzblatt, da sie von beiden mit Ausnahme eines sehr beschränkten Keimbezirks überall durch einen Spaltraum scharf abgegrenzt werden.

4) Ein Zusammenhang der mittleren Keimblätter mit angrenzenden Zellenschichten findet nur statt: 1. am Urmund oder an der Primitivrinne, wo alle vier (resp. drei) Keimblätter untereinander verbunden sind, und 2. zu beiden Seiten der Chordaanlage.

5) Die erste Anlage der mittleren Keimblätter beobachtet man an den eben genannten Keimbezirken und sieht sie von hier aus (also von der Umrandung des Urmundes oder der Primitivrinne und von beiden Seiten der Chordaanlage) sich nach vorn, nach hinten und ventral- oder seitwärts ausbreiten. Nach vorn vom Urmund erscheinen sie als paarige, durch die Chordaanlage getrennte Anlagen, nach rückwärts vom Urmund dagegen unpaar.

6) Während sich die Chorda entwickelt, lösen sich die beiden paarigen Anlagen der mittleren Keimblätter an den Stellen, an denen ihr Einwachsen erfolgt ist, von den angrenzenden Zellenschichten ab, und gleichzeitig wachsen unter der Chorda die beiden Hälften des Darmdrüsenblattes zusammen, wodurch der Darm seinen dorsalen Abschluss erhält.

Auf Grund dieser Thatsachen können wir nur zu der einen Deutung gelangen: Wenn erwiesener Maassen die mittleren Keimblätter von keinem der Grenzblätter durch eine in loco stattfindende Abspaltung entstehen, so kann ihre von einem bestimmten Keimbezirk allmählich erfolgende Ausbreitung nur auf einem Einwachsen von Zellen beruhen, welches von den Stellen aus geschieht, an denen ein Zusammenhang mit anderen Zellschichten nachgewiesen ist. Das Hauptmaterial zu ihrem Wachsthum beziehen die mittleren Keimblätter von Zellen, welche am Urmund oder an der Primitivrinne zwischen die beiden primären Keimblätter einwandern.

Diese Einwanderung von Zellen aber kann, wie beim Amphioxus, als ein Einfaltungsprocess der primären Keimblätter gedeutet werden. In der Art der Einfaltung besteht freilich ein sehr auffälliger und scheinbar wichtiger Unterschied zwischen Amphioxus und den übrigen Wirbelthieren. Beim Amphioxus entsteht das mittlere Keimblatt als ein hohler Sack durch Faltung des inneren Keimblattes, bei den übrigen Wirbelthieren als eine solide Zellenmasse. Die nicht wegzuleugnende Verschiedenheit lässt sich aber recht gut in der Weise erklären, dass in den soliden Anlagen des mittleren Keimblatts ein Hohlraum nur desswegen fehlt, weil in Folge der den Urdarm ausfüllenden Dottermasse die zelligen Wandungen des Sacks von Anfang an fest aufeinander gepresst sind. Für diese Deutung sprechen, abgesehen von der anderweitigen grossen Uebereinstimmung mit den Verhältnissen des Amphioxus lanceolatus, namentlich noch drei Gesichtspunkte.

1) Bei allen Wirbelthieren tritt im mittleren Keimblatt frühzeitig ein Spaltraum auf, der von epithelial angeordneten, oft cubischen oder cylindrischen Zellen umgeben wird. Es stellen dann parietales und viscerales Blatt, wie in besonders frappanter Weise bei den Elasmobran-

chiern schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium zu sehen ist, epitheliale Lamellen dar. 2) Von diesen epithelialen Lamellen stammen beim Erwachsenen ächte Epithelmembranen ab, wie das peritoneale Flimmerepithel mancher Wirbelthiere, und Drüsen, die in vieler Hinsicht den aus Epithelmembranen entstehenden Drüsen gleichen (Nieren, Hoden Eierstock). 3) Der Einwand, dass das mittlere Keimblatt der Wirbelthiere als eine einzige Zellenmasse angelegt werde und somit nicht zwei Epithelblättern gleichwerthig sein könne, verliert sein Gewicht für jeden, der die zahlreichen, anderweitig vorkommenden, analogen Entwicklungserscheinungen kennt, wo Organe, die hohl sein sollten, sich als solide Zellenmassen zuerst entwickeln. Als solche werden wir später noch die solide Anlage des Nervenrohres der Knochenfische, vieler Sinnesorgane und der meisten Drüsenschläuche aufführen, welche letzteren als solide Sprossen von Epithellamellen entstehen und erst später, wenn sie in Function treten, eine Höhlung durch Auseinanderweichen der Zellen gewinnen.

Zusammenfassung.

A. Die Keimblase.

1. Aus dem Haufen der Furchungszellen (Maulbeerkugel, Morula) entwickelt sich bei allen Wirbelthieren eine Keimblase (Blastula) mit einer Furchungshöhle.

2. Es giebt bei den Wirbelthieren 4 verschiedene Arten von Keimblasen je nach dem Gehalt an Dotter und der Vertheilung desselben.

a) Beim Amphioxus ist die Furchungshöhle sehr gross und ihre Wand besteht aus einer einzigen Lage annähernd gleich grosser cylindrischer Zellen.

b) Bei Cyclostomen und Amphibien ist die Furchungshöhle eng, die eine Hälfte der Blasenwand ist dünn und aus einer oder mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt, die andere Hälfte ist erheblich verdickt und aus grossen, vielfach übereinander geschichteten Dotterzellen gebildet.

c) Bei Fischen, Reptilien und Vögeln (meroblastische Eier) ist die Furchungshöhle verschwindend klein und spaltförmig. Nur die Decke oder die dorsale Wand derselben besteht aus Zellen (Keimscheibe), ihr Boden oder ihre ventrale Wand dagegen besteht aus der nicht in Zellen zerfallenen Dottermasse, die in der Nähe des Keimscheibenrandes Dotterkerne einschliesst.

d) Bei Säugethieren ist die Furchungshöhle sehr geräumig, mit eiweisshaltiger Flüssigkeit erfüllt, ihre Wand setzt sich aus einer einzigen Lage stark abgeplatteter hexagonaler Zellen zusammen mit Ausnahme einer kleinen verdickten Stelle, wo grössere Zellen, mehrfach übereinander geschichtet, einen nach innen vorspringenden Hügel bedingen.

B. Die Becherlarve oder Gastrula mit 2 Keimblättern.

1. Aus der Keimblase entwickelt sich durch Einstülpung eines Theiles ihrer Oberfläche eine zweiblätterige Form, die Becherlarve oder Gastrula.

2. Die beiden Lamellen des Doppelbechers sind das äussere und das innere Keimblatt (Ektoblast, Entoblast); der die beiden Blätter trennende Spaltraum ist die obliterirte Furchungshöhle; der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Oeffnung nach aussen der Urmund. (Blastoporus, Prostoma, Sichelrinne, Primitivrinne.)

3. Den 4 Arten von Keimblasen entsprechen 4 Arten von Becherlarven.

a) Beim Amphioxus ist der Urdarm weit und jedes Keimblatt aus einer einfachen Lage cylindrischer Zellen aufgebaut.

b) Bei Cyclostomen und Amphibien sammelt sich an der ventralen Wand des Urdarms im inneren Keimblatt die Masse der Dotterzellen an und bedingt einen Vorsprung, durch welchen der Urdarm zu einem Spalt eingeengt wird.

c) Bei Fischen, Reptilien und Vögeln bleibt der Einstülpungsprocess auf die Keimscheibe beschränkt, da der ungetheilte Dotter sich wegen seines beträchtlichen Volumens nicht mit einstülpen lässt. Die Keimscheibe wird zweiblättrig, indem an der Sichelrinne (dem Urmund) ein Einwachsen von Zellen erfolgt. Der Dotter erhält erst sehr langsam und spät ringsum eine zellige Begrenzung, indem er vom Rand der Keimscheibe, an welchem die Nachfurchung (Dotterkerne) vor sich geht, umwachsen wird.

Am raschesten breitet sich das äussere Keimblatt um den Dotter aus, dann folgt das innere, zuletzt das mittlere nach.

d) Bei den Säugethieren entwickelt sich das innere Keimblatt von der verdickten Stelle der Keimblase aus, wahrscheinlich durch Einstülpung, da auf einem späteren Stadium eine der Sichelrinne der Vögel vergleichbare Einstülpungsöffnung oder ein Urmund nachgewiesen werden kann. Am Anfang seiner Entwicklung hört das innere Keimblatt nach unten mit einem freien Rande auf, so dass der Urdarm ventralwärts eine Zeit lang nur vom äusseren Keimblatt abgeschlossen wird, eine Eigenthümlichkeit, die sich auf die Verhältnisse bei Reptilien und Vögeln zurückführen lässt, wenn wir uns bei ihnen das Dottermaterial, ehe es vom inneren Keimblatt vollständig umwachsen ist, geschwunden denken.

4. Bei den Wirbelthieren zeigt die Becherlarve eine scharf ausgeprägte bilaterale Symmetrie, so dass man späteres Kopf- und Schwanzende, spätere Rücken- und Bauchseite des Körpers leicht unterscheiden kann. Der Urmund (Sichel- oder Primitivrinne) bezeichnet das Schwanzende. Die Bauchseite ist gekennzeichnet als der Ort, an welchen das gefurchte oder nicht gefurchte Dottermaterial zu liegen kommt.

C. Der Embryo mit vier Keimblättern und einer Leibeshöhle.

1. Bei allen Wirbelthieren bilden sich an der Decke des Urdarms zwei seitliche Ausstülpungen des inneren Keimblattes, durch welche der Urdarm in einen mittleren Raum, den secundären Darm, und in zwei seitliche Räume, die beiden Leibessäcke, abgetheilt wird.

2. Das primäre innere Keimblatt sondert sich in Folge des Ausstülpungsprocesses in 3 Theile:

erstens in die epitheliale Auskleidung des Darmrohrs (secundäres inneres Keimblatt oder Darmdrüsenblatt),

zweitens in die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle oder das mittlere Keimblatt, an welchem ein parietales und ein viscerales Blatt zu unterscheiden sind,

drittens in die Anlage der Chorda, welche aus dem zwischen den seitlichen Ausstülpungen an der Decke des Urdarms gelegenen Abschnitt des primären inneren Keimblattes ihren Ursprung nimmt.

3. Der Ausstülpungsprocess lässt bei den Wirbelthieren 2 Modificationen erkennen.

a) Beim Amphioxus sind die Ausstülpungen klein, zahlreich und segmentweis angeordnet, von Anfang an mit einer Höhlung versehen, und entwickeln sich vom Grund des Urdarms beginnend allmählich nach dem Urmund zu.

b) Bei den übrigen Wirbelthieren wachsen anstatt hohler Säcke zwei solide Zellenmassen aus dem inneren Keimblatt hervor, und zwar:

1) in der Umgebung des Urmunds (Primitivrinne),

2) von hier nach vorn an der Decke des Urdarms in geringer Entfernung von der Medianebene zu beiden Seiten der Chordaanlage.

Die paarigen Anlagen breiten sich von ihrem Ursprungsort zwischen den primären Keimblättern weiter nach vorn und ventralwärts aus.

4. Die drei aus dem primären, inneren Keimblatt abstammenden Organe (mittleres Keimblatt, Chordaanlage, Darmdrüsenblatt) trennen sich von einander durch Abschnürung.

Erstens, die Leibessäcke lösen sich von der Chordaanlage und dem Darmdrüsenblatt ab, wobei die frei werdenden Ränder des parietalen und des visceralen Mittelblattes verwachsen.

Zweitens, die Chordaanlage krümmt sich zur Chordarinne ein, und diese geht in einen soliden Stab über, der sich vom Darmdrüsenblatt vollständig isolirt.

Drittens, das Darmdrüsenblatt schliesst sich mit einer dorsalen Naht zu einem Rohr.

5. Die Entwicklung der 3 Anlagen, wie überhaupt verschiedener anderer Organe, beginnt am Kopfende der Embryonalanlage und schreitet von hier nach dem Urmund zu fort, an welchem noch längere Zeit eine fortgesetzte Neubildung der Theile und eine Zunahme im Längenwachsthum des Körpers stattfindet.

6. Während der Entwicklung des mittleren Keimblattes hat der Urmund bei den Amphibien, Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren sich in eine mit der Längsaxe des Embryo zusammenfallende Rinne umgewandelt (Primitivrinne der höheren Wirbelthiere).

7. Der Urmund und die Primitivrinne bilden sich auf späteren Stadien der Entwickelung zurück und gehen in kein Organ des Erwachsenen über. (Genaueres hierüber siehe im 2. Theil.)

8. Vor dem Schwund werden der Urmund und die Primitivrinne von den Medullarwülsten umwachsen und in den Endabschnitt des Nervenrohrs mit aufgenommen, wodurch eine directe Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr hergestellt wird, der Canalis neurentericus. Durch Verschluss desselben erfolgt später die Trennung der beiden längere Zeit untereinander communicirenden Organe.

SIEBENTES CAPITEL.

Geschichte der Blättertheorie.

Die fundamentalen Thatsachen vom blattförmigen Bau des Wirbelthierkörpers, welche in den zwei letzten Capiteln behandelt worden sind, fasst man als die Lehre von den Keimblättern oder als die Blättertheorie zusammen. Da diese Theorie für das Verständniss der thierischen Formentwicklung von der weittragendsten Bedeutung ist und der Zellentheorie als ebenbürtig zur Seite gestellt werden kann, so gehe ich auf die Geschichte derselben in einem besonderen Capitel ein.

Die allerfrüheste Begründung der Blättertheorie ist an die berühmtesten Namen auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte geknüpft, an Caspar Friedrich Wolff, Pander, Carl Ernst von Baer.

Caspar Friedrich Wolff, der Entdecker der Metamorphose der Pflanze, welcher schon vor Goethe klar und deutlich ausgesprochen hatte, dass die verschiedenen Organe der Pflanze, wie die einzelnen Blüthentheile sich durch verschiedenartige Umbildung blattartiger Anlagen entwickelt haben, war auch der Begründer der Metamorphose der Thiere, für welche er ein ähnliches Entwicklungsgesetz nachzuweisen versuchte.

Er zeigte in seiner grundlegenden Untersuchung über die Bildung des Darmcanals des Hühnchens, dass derselbe im Ei anfänglich als ein blattförmiges Gebilde angelegt wird, dass dieses sich darauf zu einer Halbrinne einkrümmt und endlich zu einem Rohr umgestaltet.

Er vermuthete, dass in ähnlicher Weise die übrigen Organsysteme entstehen möchten, und knüpfte an die Entwicklung des Darmcanales den bedeutsamen Ausspruch: „Es scheint, als würden zu verschiedenen Zeiten und mehrere Male hinter einander nach ein- und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann ein ganzes Thier wird, gebildet, und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine bestimmte eigenthümliche Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus, darauf erscheint ein drittes, das Gefässsystem, das gewiss . . . . den ersteren nicht so unähnlich ist, dass nicht die allen Systemen als gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgt das vierte, der Darmcanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes in sich abgeschlossenes Ganze den drei ersten ähnlich erscheint".

WOLFF's in lateinischer Sprache abgefasste Schrift machte auf seine Zeitgenossen keinen Eindruck; sie musste der Vergessenheit wieder entrissen werden durch MECKEL, welcher im Jahr 1812 eine deutsche Uebersetzung von ihr veröffentlichte. Auf diese Weise ist auf WOLFF wahrscheinlich PANDER aufmerksam geworden, der die dort noch im Keim enthaltene Lehre unter der Anregung und Leitung seines berühmten Lehrers DÖLLINGER weiter ausgebildet hat.

In der im Jahre 1817 veröffentlichten Schrift (Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei) unterschied PANDER bereits an der Keimhaut zur 12[ten] Stunde der Bebrütung zwei dünne, von einander trennbare Lamellen als das seröse Blatt und als das Schleimblatt und liess später sich zwischen ihnen eine dritte Schicht, das Gefässblatt, entwickeln. „Was immer Merkwürdiges in der Folge sich zutragen mag", bemerkt er, „so ist es nie für etwas anderes als eine Metamorphose der mit unerschöpflicher Fülle des Bildungstriebes begabten Keimhaut und ihrer Blätter anzusehen." Wenige Jahre später erhielt die Blättertheorie für längere Zeit einen vorläufigen Abschluss durch CARL ERNST VON BAER, der gleichfalls ein Schüler DÖLLINGER's in Würzburg die Untersuchungen seines Jugendfreundes PANDER hatte entstehen sehen. In mehrjährigen angestrengten Studien verfolgte BAER mit einer bewunderungsvollen Genauigkeit die Entstehung der Keimblätter und ihre Umbildung in die einzelnen Organe des fertigen Körpers hauptsächlich beim Hühnchen, aber auch bei einigen anderen Wirbelthieren und legte seine Untersuchungen nieder in dem an Beobachtungen und allgemeinen Gesichtspunkten gleich unübertrefflichen classischen Werke „Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, Beobachtung und Reflexion".

Von PANDER weicht BAER darin ab, dass er von den beiden primären Keimblättern, welche er als animales und vegetatives unterscheidet, sich ein jedes später in zwei Schichten spalten lässt. Das animale Keimblatt theilt sich in Hautschicht und in Fleischschicht, das vegetative desgleichen in Schleimschicht und in Gefässschicht, so dass jetzt vier secundäre Keimblätter entstanden sind. Aus den Keimblättern entwickeln sich die einzelnen Organe durch morphologische und durch histologische Sonderung.

Ein weiterer Fortschritt über BAER hinaus konnte erst erzielt werden, als mit der Begründung der Zellentheorie ganz neue Gesichtspunkte in die Morphologie eingeführt und zugleich die Untersuchungsmethoden, mit besserer Ausbildung der Mikroskope, verfeinert wurden. Es ist ein Hauptverdienst von REMAK und KÖLLIKER, nach dieser Richtung hin die Blättertheorie gefördert zu haben.

Namentlich hat REMAK in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere mit Erfolg die sehr wichtige Frage in Angriff genommen, wie sich die anfangs gleichartigen Zellen der Keimblätter zu den Geweben der fertigen Organe verhalten, und hat gezeigt, dass aus dem untersten der vier Keimblätter nur die Epithel- und Drüsenzellen des Darmes und seiner Anhangsorgane, sowie aus dem obersten Blatt die Epithelzellen der Epidermis und der Sinnesorgane und das Nervengewebe hervorgehen, während die beiden mittleren Blätter die Stützsubstanzen und das Blut, das Muskelgewebe und die Harn-Geschlechtsorgane liefern.

Hinsichtlich der Entstehungsweise der vier secundären Keimblätter weicht REMAK von BAER ab. Aus den beiden primitiven Blättern lässt

er zunächst ein drittes, das mittlere Keimblatt hervorgehen, und zwar leitet er dasselbe einzig und allein durch Abspaltung vom untern Keimblatt ab. Die drei Schichten bezeichnet er als das obere oder sensorielle, als das mittlere oder motorisch- germinative, und als das untere oder trophische Keimblatt. Erst dadurch, dass später das Mittelblatt sich wenigstens in seinen seitlichen Abschnitten (Seitenplatten) abermals in Hautfaserblatt und Darmfaserblatt spaltet, wodurch die Brust- und Leibeshöhle entsteht, kommen die vier secundären Keimblätter Baer's zu Stande.

In seinen Angaben nähert sich Remak dem wahren Sachverhalt, wie er in den früheren Vorlesungen dargestellt wurde, mehr als Carl Ernst von Baer; doch irrten beide in gleicher Weise darin, dass sie die Bildung der Keimblätter immer als einen Sonderungs- und Spaltungsprocess auffassten. Das ist auch die Klippe, an welcher die Untersuchungen der zahlreichen Forscher, welche sich in den nächsten Decennien nach Remak mit der wichtigen Frage nach der Entstehung der Keimblätter beschäftigt haben, gescheitert sind. Für die höheren Wirbelthiere, welche meist als Untersuchungsobjecte gedient haben, war diese Frage schwierig zu entscheiden, wie denn die widersprechendsten Ansichten darüber laut wurden, ob das mittlere Blatt sich nur aus dem unteren (Remak) oder aus dem oberen oder aus beiden zugleich entwickele.

Licht konnte hier nur verbreitet werden durch Aufstellung neuer allgemeiner Gesichtspunkte. Dieselben konnten nur durch die vergleichende Methode und durch das Studium niederer Wirbelthiere und der Wirbellosen gewonnen werden.

Zwei fundamentale Processe waren dem Verständniss näher zu bringen:

1) wie entwickeln sich die beiden primären Keimblätter,
2) wie entwickeln sich die beiden mittleren Keimblätter.

Die eine Frage ist in der Gastraeatheorie, die zweite in der Coelomtheorie auf dem Wege der vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Methode der Beantwortung näher gebracht worden.

Um die Lösung der ersten Aufgabe, welche am frühesten gelang, haben sich namentlich Huxley und Kowalevsky, Haeckel und Ray Lankester hohe Verdienste erworben. Sie zeigten theils durch anatomische, theils durch entwicklungsgeschichtliche Studien, dass mit Ausnahme der Protozoen, der Körper aller wirbellosen Thiere aus Blättern aufgebaut ist, welche sich den primären Keimblättern der Wirbelthiere vergleichen lassen.

Der geistvolle englische Zoologe Huxley unterschied schon im Jahre 1849 bei den Medusen 2 Membranen, ein Aussen- und ein Innenblatt, aus welchen allein sich ihr Körper aufbaut, und sprach hierbei den glücklichen Gedanken aus, dass sie nach ihren physiologischen Leistungen dem serösen und dem Schleimblatte Baer's gleichwerthig seien. Für die Schichten der Coelenteraten führte bald darauf (1853) Allman die jetzt so viel gebrauchten Namen Ektoderm und Entoderm ein, deren man sich später auch zur Bezeichnung der embryonalen Blätter bedient hat.

In noch höherem Grade wurde die Blättertheorie durch den russischen Zoologen Kowalevsky gefördert, der in zahlreichen vor-

züglichen Detailuntersuchungen uns mit einer Fülle wichtiger Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Würmer, Coelenteraten, Mollusken, Brachiopoden, Tunicaten, Arthropoden bekannt gemacht hat. Er führte den Nachweis, dass bei allen Wirbellosen, die er untersucht hatte, am Anfang der Entwicklung sich zwei Keimblätter bilden, dass fast überall, wenn sich der Furchungsprocess abgespielt hat, eine Zellenblase entsteht und dass diese, indem ein Theil der Wand in das Innere eingestülpt wird, sich in einen Doppelbecher umwandelt, dessen von zwei Keimblättern umgrenzter Hohlraum durch eine Oeffnung nach aussen communicirt. Es gelang ihm, diese sehr wichtige Becherlarve in vielen Thierstämmen nachzuweisen.

Bei dieser Gelegenheit sei auch der Verdienste einiger anderer Embryologen gedacht, welche die Becherlarve und ihre Entstehung durch Einstülpung noch früher in einzelnen Fällen beobachtet haben. Rusconi und Remak haben die Becherlarven von Amphibien, Gegenbaur von den Sagitten oder Pfeilwürmern, Max Schultze von Petromyzon beschrieben.

Während Kowalevsky durch seine Untersuchungsreihen das Thatsachenmaterial bereicherte, hat Haeckel dasselbe zuerst zu einer allgemeinen Theorie zu verwerthen gesucht, indem er auf dem Wege morphologischer Vergleichung bisher zusammenhangslose Thatsachen in Verbindung setzte. Ausgehend von der Entwicklung und der Anatomie der Spongien verglich er den blätterigen Bau der Embryonen aller Thiere und den blätterigen Bau der Coelenteraten mit einander und schuf als Frucht dieser Studien die berühmte Gastraeatheorie, welche bei ihrer Veröffentlichung von vielen Seiten angefeindet, jetzt in ihrem wesentlichen Inhalte allgemeine Annahme gefunden und den Anstoss zu zahlreichen Untersuchungen gegeben hat. Haeckel zeigte, dass in der Entwicklung der verschiedenen Thierclassen von den Spongien bis zum Menschen hinauf eine Keimform, die Gastrula, auftritt, die aus zwei Zellenblättern besteht, und dass die beiden Zellenblätter der verschiedenen Embryonalformen einander vergleichbar oder homolog sind. Die Gastrula stellt, wie er durchzuführen versuchte, im einfachsten Zustand einen Doppelbecher mit einer Urdarmhöhle und einem Urmund dar, kann aber dadurch, dass im Ei Dottermaterial abgelagert wird, wie bei den meisten Wirbelthieren, in hohem Grade abgeändert werden, so dass die ursprüngliche Grundform kaum noch zu erkennen ist. In Folge dessen unterschied er, je nach der Art der Abänderung verschiedene Formen der Gastrula als Glocken-, Hauben-, Scheiben- und Blasengastrula. Die verschiedenen Formen lässt er durch einen Einstülpungsprocess aus einer noch einfacheren Grundform, welche das Endresultat des Furchungsprocesses ist, aus der Keimblase, entstehen [1]).

1) Es verdient hier hervorgehoben zu werden, dass bereits Oken und C. Ernst v. Baer, wenn auch in einer noch sehr unbestimmten Weise die Bedeutung der Blasenform für die Entwicklung des thierischen Körpers hervorgehoben haben. Oken war ein Gegner der Wolff'schen Blättertheorie. In einer Kritik über die Untersuchungen Pander's ruft er mit Emphase und mit gewissem Rechte aus: „So können die Sachen nicht sein. Der Leib entsteht aus Blasen und nimmermehr aus Blättern" und er knüpft hieran die sehr zutreffende Bemerkung: „Es scheint uns, als wenn man ganz und gar vergässe, dass der Dotter und die Dotterhaut, die eine Blase ist, wesentlich zum Leibe des Keims gehören, dass der Embryo nicht darauf schwimmt, wie der Fisch im Wasser, oder darauf liegt, wie ein Trichter auf dem Fass."

In ähnlicher Weise bemerkt Baer, ohne aber das Verhältniss zu den Keimblättern

Seine ausgezeichnete Gastraeatheorie veröffentlichte HAECKEL in zwei Aufsätzen in der Jenaischen Zeitschrift: 1) Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter, und 2) Nachträge zur Gastraeatheorie.

Gleichzeitig mit HAECKEL wurde auch in England RAY LANKESTER zu einer ähnlichen Theorie geführt, welche er in einer ideenreichen Schrift: On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, ausgeführt hat.

Sowohl HAECKEL als LANKESTER waren den Nachweis schuldig geblieben, wie in einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere, bei Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren die Entwicklung der Gastrula vor sich geht. Um die Feststellung und Klärung zahlreicher in der Gastraeatheorie unerledigt gebliebener Detailfragen haben sich BALFOUR, VAN BENEDEN, GERLACH, GÖTTE, HOFFMANN, KUPFFER, KOLLER, RAUBER, RÜCKERT, SELENKA u. Andere wesentliche Verdienste erworben.

So kam auf Grundlage der HAECKEL'schen Gastraeatheorie allmählich Klarheit in folgende Punkte: 1) Die beiden primären Keimblätter, welche die Grundlage für die Entwicklung der Wirbellosen und der Wirbelthiere bilden, entstehen nicht durch Sonderung oder Spaltung, sondern durch Einfaltung einer ursprünglich einfachen Zellenschicht [1]). 2) Dieselben sind einander vergleichbar oder homolog, weil sie sich nach demselben Princip entwickeln und die beiden Fundamentalorgane des thierischen Körpers, die Schicht, welche den Körper nach aussen begrenzt (das Ektoderm), und die Schicht, welche die Verdauungshöhle auskleidet (das Entoderm), aus sich hervorgehen lassen. 3) Der Darmcanal aller Thiere entsteht durch Einstülpung.

In der Frage nach der Entwicklung der mittleren Keimblätter blieb HAECKEL auf dem überlieferten Standpunkte stehen und zwar neigte er sich am meisten der Ansicht BAER's zu, dass das Hautfaserblatt sich vom primären äusseren und das Darmfaserblatt vom inneren Keimblatt abspalte. Dagegen huldigten die meisten Embryologen, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere beschäftigten, der Ansicht REMAK's und liessen das ganze mittlere Keimblatt sich vom unteren abspalten.

Die Leibeshöhle betrachteten sie als einen Spaltraum im mittleren Keimblatt und stellten sie anderen lymphatischen Hohlräumen, wie sie an verschiedenen Stellen des Körpers im Bindegewebe auftreten, an die Seite.

Die Berichtigung dieser Anschauungen ist in ähnlicher Weise wie bei den primären Keimblättern von verschiedenen Seiten aus in Angriff genommen worden. Durch genaueres Studium der Keimblätterbildung bei dem Hühnchen und den Säugethieren fand KÖLLIKER, dass das mittlere Keimblatt sich vom unteren nicht einfach abspalte, sondern von einem beschränkten Bezirk der Keimhaut aus entstehe, nämlich von der Primitivrinne aus, wo die beiden Grenzblätter in einander übergehen. Von hier aus lässt er es zwischen die beiden primären Keimblätter als

näher auseinanderzusetzen: „Da der Keim das unausgebildete Thier selbst ist, so kann man nicht ohne Grund behaupten, dass die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Thiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln."

1) Für einzelne wirbellose Thiere wird noch von mehreren Autoren angegeben, dass sich das innere Keimblatt nicht durch Einfaltung, sondern durch Abspaltung oder Delamination vom äusseren Keimblatt entwickele.

eine solide Zellenmasse hineinwachsen und später durch Spaltung in 2 Blätter in ihm die Leibeshöhle sichtbar werden. Hiermit war in der Darstellung des thatsächlichen Sachverhalts ein nicht unwesentlicher Fortschritt geschehen.

Ein tieferes Verständniss dieser embryonalen Vorgänge bei den Wirbelthieren wurde aber auch hier erst durch das Studium wirbelloser Thiere angebahnt, besonders durch die wichtigen Entdeckungen von Metschnikoff und Kowalevsky über die Bildung der Leibeshöhle bei Echinodermen, Balanoglossus, Chaetognathen, Brachiopoden und Amphioxus. Ersterer fand, dass bei Echinodermenlarven und bei Tornaria, der Larve von Balanoglossus, die Wandungen der Leibeshöhle von Ausstülpungen des Darmcanals gebildet werden. Noch mehr Aufsehen aber erregte es, als Kowalevsky 1871 seine Entwicklungsgeschichte der Sagitta veröffentlichte und zeigte, wie der Urdarm der Gastrula durch 2 Falten in 3 Räume, in die secundäre Darmhöhle und in die Leibeshöhlen abgetheilt wird, was später durch Untersuchungen von Bütschli und mir volle Bestätigung fand. Der Sagittenentwicklung liess darauf Kowalevsky nach kurzer Pause seine Brachiopodenarbeit folgen, in welcher er wieder die Wissenschaft mit dem neuen wichtigen Factum bereicherte, dass auch in dieser Classe sich die Leibeshöhle in derselben Art wie bei den Chaetognathen anlege. Ihr folgte später die grundlegende Arbeit über den Amphioxus.

Durch die wichtigen an Wirbellosen gemachten Befunde wurden Huxley, Lankester, Balfour, mein Bruder und ich zu theoretischen Betrachtungen über den Ursprung der Leibeshöhle und der mittleren Keimblätter im Thierreich angeregt.

Huxley unterschied 3 nach ihrer Entstehung verschiedene Arten der Leibeshöhle, 1) ein Enterocoel, welches wie bei den Pfeilwürmern etc. von Ausstülpungen des Urdarmes abstammt, 2) ein Schizocoel, welches sich durch Spaltbildung in einer zwischen Haut und Darm gelegenen mesodermalen Stützsubstanz entwickelt, 3) ein Epicoel, das durch Einstülpung der Körperoberfläche wie der Perithoracalraum der Tunicaten angelegt wird. Letzterer Art, meint Huxley, entspräche vielleicht auch die Pleuroperitonealhöhle der Wirbelthiere.

An Huxley's Schrift knüpft Lankester an. Bis nicht entscheidende Beweise für eine verschiedenartige Genese der Leibeshöhle beigebracht seien, will er der Hypothese eines bei allen Thieren einheitlichen Ursprungs den Vorzug geben; und zwar lässt er das Schizocoel aus dem Enterocoel hervorgehen in der Weise, dass Ausstülpungen des Urdarms ihr Lumen verloren haben und daher als solide Zellenmassen angelegt werden, welche erst nachträglich wieder eine Höhlung gewinnen. Während Lankester in dieser sowie in einer zweiten Schrift im Bestreben, Alles nach einer Weise zu schematisiren, über bestehende Verschiedenheiten hinwegsieht, trägt Balfour in verschiedenen Abhandlungen den thatsächlichen Befunden bei seinen Speculationen mehr Rechnung, wie er sich denn auch hauptsächlich auf die Erklärung der Verhältnisse der Wirbelthiere beschränkt. Bei Untersuchung der Entwicklung der Elasmobranchier macht er die wichtige Entdeckung, dass das mittlere Keimblatt von den seitlichen Rändern des Urmundes aus entsteht und anfangs 2 getrennte Zellenmassen bildet, welche nach vorn und seitlich zwischen die 2 primären Keimblätter hineinwachsen. Da alsbald in jeder Zellenmasse eine gesonderte Höhle auftritt, bezeichnet er die Leibeshöhle als eine von Anfang an paarige Bildung und vergleicht sie

den Leibessäcken, welche sich bei Wirbellosen durch Ausstülpung vom Urdarm entwickeln. Gegen seine Deutung, führt Balfour mit Recht an, könne die anfänglich solide Beschaffenheit der beiden Anlagen nicht ins Gewicht fallen, da in zahlreichen Fällen Organe, welche eigentlich Höhlungen enthalten müssten, solid entwickelt und erst nachträglich hohl werden, wie man denn bei manchen Echinodermen an Stelle hohler Ausstülpungen des Urdarms solide Zellenmassen antreffe.

Durch ähnliche theoretische Gesichtspunkte, wie die englischen Morphologen geleitet, versuchten darauf mein Bruder und ich die auf der Tagesordnung stehende Frage nach der Entwickelung der Leibeshöhle und der mittleren Keimblätter durch planmässige, in den Studien zur Blättertheorie veröffentlichte Untersuchungen, welche sich auf Wirbellose und Wirbelthiere erstreckten, durch eingehende Vergleichung entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Verhältnisse und mit Berücksichtigung des morphologischen und histologischen Aufbaues der Organismen zu einer Lösung zu führen. Die Resultate dieser Untersuchungsreihen wurden in 2 Schriften veröffentlicht: 1) in der „Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes", und 2) in der „Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere".

In der ersten Schrift sahen wir uns genöthigt, zur Klärung der Verhältnisse dem Begriff Keimblatt eine schärfere Fassung zu geben. Wir bezeichneten als solches eine Lage embryonaler Zellen, die wie ein Epithel angeordnet sind und zur Oberflächenbegrenzung des Körpers dienen. Nach Ablauf des Furchungsprocesses ist nur **ein** Keimblatt vorhanden, nämlich das Epithel der Keimblase. Aus ihm entstehen die übrigen Keimblätter durch den Process der Ein- und Ausstülpung. Das innere Keimblatt bildet sich durch die Gastrulation, die beiden mittleren Keimblätter durch die Leibeshöhlenbildung, indem sich aus dem Urdarm 2 Leibessäcke ausstülpen und zwischen die beiden primären Keimblätter trennend hineinwachsen. Es gibt erstens Thiere, die sich nur aus 2 Keimblättern entwickeln und nur eine durch Einstülpung entstandene Höhle, einen Urdarm, in ihrem Körper besitzen (Coelenteraten und Pseudocoelier), und zweitens Thiere mit 4 Keimblättern, einem secundären Darm und einer aus dem Urdarm entstandenen Leibeshöhle oder einem Enterocoel. Zu den zweiblätterigen Thieren gehören die Coelenteraten und Pseudocoelier, alle vierblätterigen Thiere aber sind Enterocoelier.

Von diesem Standpunkt aus suchten wir dann zu beweisen, dass man seither unter dem Begriff „mittleres Keimblatt" 2 Dinge, die genetisch, morphologisch und histologisch ganz verschiedenartig sind, zusammengeworfen hat.

Ausser den durch Einstülpung entstandenen Zellenlagen hat man zum mittleren Keimblatt auch Zellen gerechnet, die sich von den primären Keimblättern einzeln absondern und die Stützsubstanz und, wo solches vorhanden ist, auch das Blut zwischen den Epithellagen des Körpers erzeugen. Derartige embryonale Zellen, die durch Auswanderung in den von den Keimblättern begrenzten Raum gebildet werden, nannten wir Mesenchymkeime und das von ihnen gelieferte Gewebe das Mesenchym. Es findet sich sowohl bei zwei- als auch bei vierblätterigen Thieren. Von der Keimblattbildung, welche mit der morphologischen Differenzirung des Körpers in Zusammenhang steht, muss

die Mesenchymbildung, welche uns in einem der nächsten Capitel noch besonders beschäftigen wird, nach unserer Meinung scharf unterschieden werden, wenn in die ganze Blättertheorie Klarheit und ein einheitliches Princip gebracht werden soll.

In der zweiten Schrift galt es zu zeigen, dass bei den Wirbelthieren sich ein mittleres Keimblatt durch Einfaltung entwickelt. Zu dem Zwecke wurde die Entwicklung der Amphibien, Fische, Reptilien, Vögel und Säugethiere mit der Entwicklung des Amphioxus verglichen und so die Grundlage gewonnen, auf welcher die Entwicklung des mittleren Keimblattes in dem vorausgegangenen Capitel dargestellt worden ist.

Nach Veröffentlichung der beiden Schriften sind mehrere Abhandlungen von Kölliker, Waldeyer, Kollmann, Hoffmann, v. Beneden, Strahl, Heape, Rückert und Anderen erschienen, durch welche werthvolle Thatsachen über die Entwicklung des mittleren Keimblattes in den einzelnen Classen der Wirbelthiere zu Tage gefördert wurden. In einigen von ihnen wurden die Hauptgesichtspunkte der Coelomtheorie im Allgemeinen als richtige anerkannt, Einzelnes zu modificiren versucht, namentlich aber die Frage nach der Bildung des Mesenchyms der Wirbelthiere lebhaft erörtert.

Die mechanische Seite der Entwicklungsprocesse, durch welche die Keimblätter und aus diesen die einzelnen Organe gebildet werden, ist in ihrer vollen Bedeutung noch von wenigen Seiten erfasst und besonders in den Lehrbüchern nicht in entsprechender Weise dargestellt worden.

Unter den Begründern der Blättertheorie hat ihr Pander das meiste Verständniss entgegengebracht. „Die Keimhaut,“ heisst es bei ihm an einer Stelle, „bildet allein durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Thieres. Ein zarter Faden setzt sich als Rückenmark an ihr an, und kaum ist dieses geschehen, so schlägt sie die ersten Falten, welche selbst dem Rückenmark den Sitz anweisen mussten, als Hülle über das kostbare Fädchen, auf diese Weise die erste Grundlage des Leibes bildend. Hierauf geht sie in neue Falten über, welche, im Gegensatz zu den ersten, die Bauch- und Brusthöhle mit Inhalt gestalten. Und zum dritten Male sendet sie Falten aus, um den aus ihr und durch sie gebildeten Foetus in passende Hüllen einzuwickeln. Daher es denn Niemand befremden mag, wenn im Verlaufe unserer Erzählung so viel von Falten und Umschlagen die Rede ist.“ Und um Missverständnisse zu vermeiden, fügt er an anderer Stelle die wichtige Aeusserung hinzu, dass, „wo von den Faltungen der Häute die Rede sei, man sich nicht leblose Membranen vorstellen dürfe, deren mechanisch gebildete Falten nothwendig sich über die ganze Fläche verbreiten würden, ohne sich auf einen bestimmten Raum beschränken zu lassen. Die die Metamorphose der Häute bedingenden Falten sind vielmehr selbst organischen Ursprungs und bilden sich an dem gehörigen Orte, sei es nun durch Vergrösserung der dort schon vorhandenen oder durch ein Hinzutreten neuer Kügelchen, ohne dass dadurch der übrige Theil der Keimhäute verändert würde.“

Viel weniger klar, meist gar nicht, haben sich Pander's Nachfolger über den Faltenmechanismus ausgesprochen. Die ganze Lehre wird

von Rudolph Wagner sogar als entschieden irrig verurtheilt. „Niemandem wird es einfallen", heisst es in seinem Lehrbuche der Physiologie, „sich die 3 Blätter der Keimhaut wie die Blätter eines Buches zu denken. Niemand wird der mechanischen Vorstellung huldigen, als entstünde der Embryo durch eine Faltenbildung dieser 3 Blätter."

Nach Pander hat sich zuerst wieder Lotze mit der „Mechanik der Gestaltbildung" eingehender beschäftigt, worauf Rauber in einer verdienstvollen Geschichte unseres Gegenstandes hingewiesen hat. Er bezeichnet das „ungleichförmige Wachsthum" oder „die ungleichförmige Vegetation" als die Ursache der Lageveränderungen, die theils als Verschiebungen, Ausbuchtungen, Einstülpungen oder Dehnungen nur erscheinen, theils wirklich auf diesem Wege durch mechanischen Zug und Druck hervorgebracht werden.

In jüngster Zeit hat His das Studium der Entwickelungsgeschichte von mechanisch physiologischen Gesichtspunkten aus intensiver als alle seine Vorgänger betrieben und auch die Bedeutung des Faltungsprocesses für die Körperbildung wieder nachdrücklich betont. Die beiden hier in Betracht kommenden Hauptschriften von His sind: „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes" 1868 und „Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung" 1874. Indem ich betreffs des Einzelnen auf dieselben verweise, bemerke ich, dass trotz vielfacher Uebereinstimmungen ich doch in wichtigen Punkten der Betrachtungsweise von His nicht beistimmen kann. Wenn His z. B. (pag. 52) die Mechanik der Gestaltung auf das einfache Problem von den Formveränderungen einer ungleich sich dehnenden elastischen Platte zurückführen will, so übersieht er meiner Meinung nach, dass eine aus Zellen aufgebaute Platte, auch wenn sie elastische Eigenschaften besitzt, doch ein viel complicirteres Gebilde ist und dass die Faltungs- und Ausstülpungsprocesse in erster Linie von den Wachsthumsenergieen besonderer Zellgruppen hervorgerufen werden, sich also mit Krümmungen und Dehnungen elastischer Platten nicht vergleichen lassen. Wie schon Pander betont hat, darf man bei den Faltungsprocessen nicht an leblose Membranen denken, vielmehr sind die Falten selbst organischen Ursprungs, hervorgerufen an gehörigem Orte durch eine daselbst stattfindende Zellenvermehrung. Daher hat sich Haeckel gegen die von His angebahnte Behandlungsweise der Entwicklungsgeschichte in seiner Streitschrift: „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte", gewandt.

Dass die morphologische Differenzirung des thierischen Körpers in erster Linie auf einem Faltungsprocess epithelialer Lamellen beruht, haben mein Bruder und ich in einer noch mehr erschöpfenden Weise als unsere Vorgänger an der Hand eines reichen Beobachtungsmaterials durchzuführen versucht. In unseren Studien zur Blättertheorie haben wir erstens auf die Coelenteraten die Aufmerksamkeit gelenkt, als diejenigen thierischen Organismen, bei denen sich das Princip der Faltenbildung auf das Klarste in der ganzen Organisation bis in das Einzelne durchgeführt zeigt, und zweitens haben wir für die Wirbelthiere festzustellen versucht, dass Organe, wie die Leibeshöhle, Chorda, Urwirbel, die man durch Sonderung und Spaltung von Zellschichten entstehen liess, gleichfalls wieder durch den typischen Process der Faltenbildung und Abschnürung in das Dasein treten.

Endlich haben wir auch für das ungleiche Wachsthum einer Zellenmembran eine physiologische Ursache nachzuweisen versucht und bei

den Coelenteraten eine solche im ungleichen Functioniren ihrer verschiedenen Abschnitte aufgefunden. Theile einer Membran werden stärker wachsen und sich einfalten müssen, wenn sie vermöge ihrer Lage stärker als benachbarte Strecken functionell in Anspruch genommen werden.

Am Schluss dieser historischen Skizze sei noch darauf hingewiesen, dass C. E. v. Baer in der allgemeinen Besprechung der entwicklungsgeschichtlichen Processe zwischen den Vorgängen der morphologischen Sonderung, welche sich am Beginn der Entwicklung abspielen, und den später eintretenden Vorgängen der histologischen Sonderung zuerst in klarer Weise unterschieden hat.

Literatur zur Entwicklung und Geschichte der Keimblätter.

Balfour. *A Comparison of the Early Stages in the Development of Vertebrates. Quarterly Journal of Microscopical Science. Volume XV. New Series* 1875.

Derselbe. On the Early Development of the Lacertilia together with some Observations on the Nature and Relations of the Primitive Streak. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XIX. New Series. 1879.

Derselbe. On the Structure and Homologies of the Germinal Layers of the Embryo. Quarterly Journal of Microscopical Science. Volume XX. New Series. 1880.

Balfour & Deighton. *A renewed Study of the Germinal Layers of the Chick. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XXII* 1882.

Ed. van Beneden. *Recherches sur l'embryologie des mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. Archives de biologie. T. I.* 1880.

Derselbe. Sur l'évolution de la ligne primitive, la formation de la notochorde et du canal cordal chez les mammifères. Bulletin de l'Académie royale de Belgique. Série III. Tom 12. 1887.

Derselbe. Erste Entwicklungsstadien von Säugethieren. Tageblatt der 59. *Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Berlin.* 1886.

B. Bonnet. *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1884.

Braun. *Die Entwicklung des Wellenpapageis. Arbeiten aus dem zool. zoot. Institut Würzburg. Bd. V.* 1882.

Derselbe. Entwicklungsvorgänge am Schwanzende bei einigen Säugethieren mit Berücksichtigung der Verhältnisse beim Menschen. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1882. *Anat. Abth.*

Bütschli. *Bemerkungen zur Gastraeatheorie. Morpholog. Jahrbuch. Bd. IX.*

Disse. *Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XV.* 1878.

M. Duval. *Etudes sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Annales des sciences naturelles. T. VII.* 1880.

Derselbe. De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. Annales des sciences nat Zoologie. T. XVIII. 1884.

A. Fleischmann. *Zur Entwicklungsgeschichte der Raubtiere. Biologisches Centralblatt. Bd VII.* 1887.

Gasser. *Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen. Schriften der Gesellsch. z. Beförderung d. gesammten Naturw. in Marburg. Bd. XI.* 1878.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Vogelkeimscheibe. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882.

Leo Gerlach. *Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. Biolog. Centralbl. I. Jahrgang.* 1881.

Götte. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Schultze's Archiv. Bd. X.* 1874.

B. Hatschek. *Studien über die Entwickelung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien und Triest. Bd. IV.* 1881.

W. Heape. *The development of the mole (Talpa europaea). Quarterly Journal of microscopical science.* 1883.

Oscar Hertwig. *Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena* 1883.

His. *Ueber die Bildung von Haifischembryonen.* *Zeit. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. II.* 1877.

Derselbe. Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1877.

C. K. Hoffmann. *Sur l'origine du feuillet blastodermique moyen chez les poissons cartilagineux. Archives Néerlandaises. T. XVIII.*

Derselbe. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Chorda dorsalis. Festschrift für Henle. 1882.

Derselbe. Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis u. die Entwicklung des Canalis Neurentericus bei Vogelembryonen. Verhandlungen der Königl. Akad. d. Wissenschaften. Amsterdam 1883.

Derselbe. Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Reptilien. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie 40. *Band.* 1884.

Derselbe. Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgesch. der Reptilien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XI.

Alice Johnson. *On the fate of the blastopore and the presence of a primitive streak in the newt. Quarterly Journ. of micr. science.* 1884.

Kölliker. *Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur Feier des* 300*jährigen Bestehens der Julius Maximilians-Universität zu Würzburg. Leipzig* 1882.

Derselbe. Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitzungsberichte der Würzb. phys.-med. Gesellschaft. 1883.

Derselbe. Die embryonalen Keimblätter u. die Gewebe. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. XL. Bd. 1884.

C. Koller. *Beiträge zur Kenntniss des Hühnerkeims im Beginne der Bebrütung. Sitzungsber. der k. Akad. d. Wissensch. Wien* 1879. *III. Abth.*

Derselbe. Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerei. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XX. 1881.

Kupffer *u.* **Benecke.** *Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg.* 1878.

Kupffer. *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelth. und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anatomie u. Physiologie. Anatom. Abtheil.* 1882 *u.* 1884.

Derselbe. Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morphologie u. Physiologie zu München. 1887.

Lieberkühn. *Ueber die Keimblätter der Säugethiere. Zur* 50*jährigen Doctor-Jubelfeier des Herrn Hermann Nasse.* 1879.

Derselbe. Ueber die Chorda bei Säugethieren. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882 *u.* 1884.

Mitsukurt & Ishikawa. *On the Formation of the Germinal Layers of Chelonia. Quarterly Journal of Microscopical Science. London* 1886. *Vol.* 27.

Oellacher. *Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. Stricker's Studien I.* 1870.

Pander. *Beiträge zur Entwickelung des Hühnchens im Ei. Würzburg* 1817.

Rauber. *Die erste Entwicklung des Kaninchens. Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig.* 1875.

Derselbe. Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens. Morphol. Jahrbuch. Bd. II. 1876.

Derselbe. Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig. 1876.

Derselbe. Primitivstreifen u. Neurula der Wirbelthiere. Leipzig. 1877.

Derselbe. Die Lage der Keimpforte. Zoologischer Anzeiger 1879. *pag.* 499—503.

Derselbe. Thier u. Pflanze. Zoologischer Anzeiger 1881.

Derselbe. Noch ein Blastoporus. Zoologischer Anzeiger 1883. *Nr.* 134 *u.* 135.

Romiti. *De l'extrémité antérieure de la corde dorsale et de son rapport avec la poche hypophysaire ou de Rathke chez l'embryon du poulet. Archives italiennes de biologie. T. VII.*

J. Rückert. *Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München.* 1885.

Derselbe. Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anzeiger. 1887. *II. Jahrg. Nr.* 4 *u. Nr.* 6.

O. Schultze. *Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. Gratulationsschrift f. Geh. Rath v. Kölliker. Leipzig* 1887.

W. B. Scott *and* **H. F. Osborn.** *On some points in the early development of the common newt. Studies from the morpholog. laboratory in the university of Cambridge.* 1880. *Auch erschienen in Quarterly Journal of microscop. science. Vol. XIX.* 1879.

Emil Selenka. *Keimblätter u. Primitivorgane der Maus. Wiesbaden* 1883.

Derselbe. Die Blätterumkehrung im Ei der Nagethiere. Wiesbaden 1884.

Solger. *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Coeloms und des Coelomepthels der Amphibien. Morph. Jahrbücher. Bd. X.*

Graf F. Spee. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der früheren Stadien des Meerschweinchens bis zur Vollendung der Keimblase. Arch. f. Anat. u Physiol. Anat. Abth.* 1883

W. Spencer. *On the fate of the blastopore in Rana temporaria. Zool. Anzeiger* 1885.

Derselbe. Some notes on the early development of the Rana temporaria. Quart. journal of micr. science. 1885. *Supplement.*

H. Strahl *Ueber die Entwickelung des Canalis myeloentericus und der Allantois der Eidechse. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1881.

Derselbe. Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882.

Derselbe. Beiträge zur Entwickl. der Reptilien. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.

Derselbe. Ueber Canalis neurentericus u. Allantois bei Lacerta viridis. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883

Derselbe. Ueber Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. Archiv f. Anat u. Physiol. Anat. Abth. 1884.

Derselbe. Ueber Wachsthumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt a./M. 1884.

A. Swaen. *Etude sur le développement des feuillets et des premiers îlots sanguins dans le blastoderme de la Torpille. Extraits des bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3 *ser. T. IX.* 1885.

Derselbe. Etudes sur le développement de la Torpille. Archives de biologie 1886. *T. VII.*

Waldeyer. *Bemerkungen über die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwicklung des Hühnerembryo. Zeitschrift f. rationelle Medicin.* 1869.

Derselbe. Die neueren Forschungen im Gebiet der Keimblattlehre. Berl. klinische Wochenschrift. Nr. 17. 18. 1885.

Haeckel. *Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs u. die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII.*

Derselbe. Die Gastrula u. die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. IX.

Derselbe. Nachträge zur Gastraeatheorie. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI.

Derselbe. Ursprung u. Entwicklung der thierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraeatheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. Bd. XI. 1884.

Oscar Hertwig *u.* **Richard Hertwig**. *Studien zur Blättertheorie. Heft I–V.* 1879–1883.

Oscar Hertwig. *Die Chaetognathen. Ihre Anatomie, Systematik und Entwicklungsgeschichte. Eine Monographie. Jena.* 1880.

Oscar Hertwig *u.* **Richard Hertwig**. *Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena.* 1881.

Huxley. *On the classification of the animal Kingdom. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. XV.* 1875.

Derselbe. The anatomy of invertebrated animals. 1877. *Deutsche Ausgabe von Spengel. Grundzüge der Anatomie der Wirbelthiere.* 1878.

E. Ray. Lankester. *On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals and on the origin of vascular and lymph systems. Annals and Mag. N. Hist. Vol. XI.* 1873.

Derselbe. Notes on the embryology and classification of the animal Kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers. Quarterly journal of microscop. science. Vol. XVII. 1877.

R. Leuckart *Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig.* 1848.

Kowalevsky. *Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersbourg. VIIe sér. T. XVI.* 1871.

Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung der Brachiopoden. Nachrichten der kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntniss etc. Bd XIV. Moskau 1875. *(Russisch.)*

Derselbe. Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XIII 1877.

Metschnikoff. *Studien über die Entwicklung der Echinodermen u. Nemertinen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersbourg VIIe sér. T XIV. Nr.* 8. 1869.

Derselbe. Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XX. 1870.

Metschnikoff. *Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. XXIV.* 1874.
Casp. Fr. Wolff. *Ueber die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen. Uebersetzt von Fr. Meckel. Halle* 1812.
Haeckel. *Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. Jena* 1875.
His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* 1868.
Derselbe. Unsere Körperform und das physiol. Problem ihrer Entstehung. 1871.
Lotze. *Allgemeine Physiologie.* 1851.
Oken. *Kritik der Dissertation von Pander. Isis.* 1817. *Bd. II. p.* 1529.
Pander. *Entwicklungsgeschichte des Küchels. Oken's Isis. Jahrgang* 1818. *Bd. I pag.* 512 *bis* 524.
Rauber. *Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Capitel IV. (Formbildung und Cellularmechanik). Morpholog. Jahrb. Bd. VI.* 1880.
Rudolph Wagner. *Lehrbuch d. Physiologie. 3. Auflage.*



ACHTES CAPITEL.

Entwicklung der Ursegmente.

Je mehr man auf späteren Stadien die Entwicklung der Wirbelthiere verfolgt, um so zahlreicher werden die Veränderungen, welche gleichzeitig an den verschiedensten Stellen des embryonalen Körpers auftreten. Hier kann es nun nicht unsere Aufgabe sein, Schritt für Schritt die gleichzeitig sich vollziehenden Veränderungen zu beschreiben, wodurch die Darstellung eine zerrissene und das Verständniss der einzelnen Processe erschwert werden würde, sondern es ist im didactischen Interesse geboten, aus der Summe vielfältiger Erscheinungen einen einzelnen Entwicklungsprocess herauszugreifen und ihn so weit zu verfolgen, bis er einen vorläufigen Abschluss gefunden hat.

Nach der Anlage des mittleren Keimblattes spielen sich an der Embryonalanlage zwei wichtige Processe ab. Der eine Process führt zu einer Gliederung der mittleren Keimblätter in die beiden Seitenplatten und in zwei links und rechts von der Chorda gelegene Reihen von würfelförmigen Körpern, welche man früher in irriger Deutung Urwirbel genannt hat, für welche man aber jetzt allein und ausschliesslich den richtigeren Namen der Ursegmente einführen sollte. Der andere Process, der sich zur selben Zeit, wenigstens bei den höheren Wirbelthieren, vollzieht, führt zur Entstehung einer Zellenlage, aus welcher sich die Stützsubstanzen und das Blut der Wirbelthiere ableiten lassen.

In diesem Capitel wollen wir die Ursegmentbildung zunächst bei den Eiern des Amphioxus und der Amphibien, alsdann bei den Eiern der Fische, Vögel und Säugethiere in das Auge fassen.

Beim Amphioxus fällt die Ursegmentbildung mit der Entwicklung des mittleren Keimblattes mehr als bei den übrigen Wirbelthieren zeitlich zusammen. Sowie am vorderen Ende des Embryo die beiden Coelomsäcke am Urdarm hervorzuwachsen beginnen, tritt auch schon eine von vorn nach hinten fortschreitende Eintheilung derselben in zwei Reihen kleinerer, hinter einander gelegener Säckchen ein (Fig. 85 *A*, *B*, *us*). Auch hier handelt es sich wieder um einen sich vielfach in der gleichen Weise wiederholenden Faltungsprocess.

In geringer Entfernung vom Kopfende der rinnenförmigen Coelomausstülpung legt sich ihre aus Cylinderzellen zusammengesetzte Wand in eine zur Längsaxe des Embryo quergestellte Falte, welche von oben und von der Seite her in die Leibeshöhle nach abwärts wächst; in derselben Weise bildet sich alsbald jederseits in geringer Entfernung hinter der ersten eine zweite, hinter der zweiten eine dritte, vierte

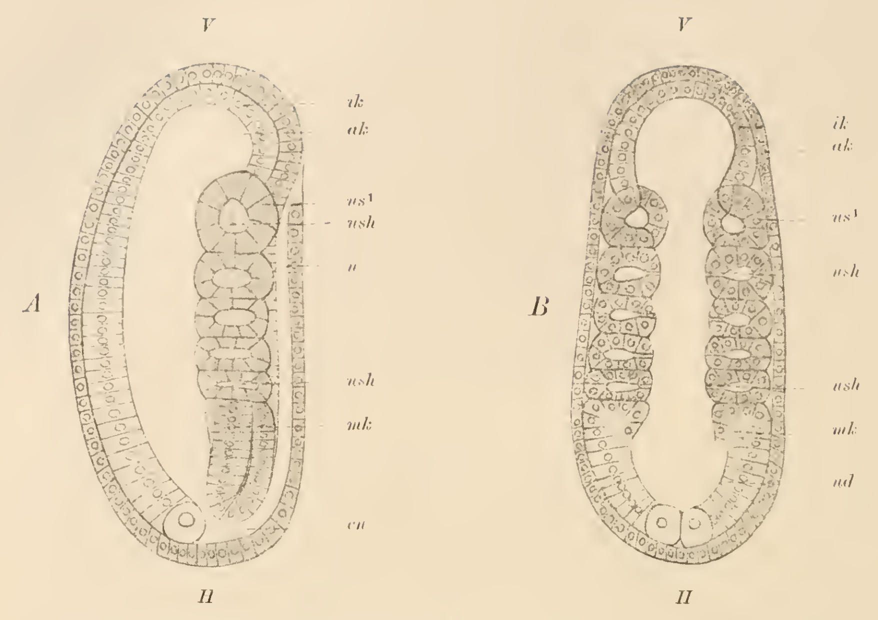


Fig. 85. Amphioxusembryo mit fünf Paar Ursegmenten in optischen Durchschnitten nach HATSCHEK.

A Von der Seite gesehen. *B* Vom Rücken gesehen.

In Figur *B* sind die Oeffnungen der Ursegmenthöhlen in die Darmhöhle, welche bei tieferer Einstellung zu sehen sind, angedeutet. *V* vorderes, *H* hinteres Ende, *ak*, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *us*¹ erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle, *ud* Urdarm.

Querfalte und so fort, in demselben Maasse, als sich der embryonale Körper in die Länge streckt und sich die Anlage des mittleren Keimblattes durch Fortschreiten der Aussackung nach dem Urmund zu vergrössert.

Bei dem in Figur 85 dargestellten Embryo lassen sich jederseits 5 Säckchen zählen. Die Ausstülpung entwickelt sich an der mit *mk* bezeichneten Stelle nach dem Urmund zu noch weiter und lässt durch Querfaltung noch eine ansehnliche Reihe von Ursegmenten aus sich hervorgehen, deren Zahl bei einer nur 24 Stunden alten Larve schon etwa auf 17 Paar gestiegen ist. Die Ursegmente zeigen anfänglich eine Oeffnung, durch welche ihr Hohlraum (*ush*) mit dem Darmraum in Verbindung steht. Alsbald aber beginnen sich diese Oeffnungen nach einander zu schliessen, indem ihre Ränder einander entgegen- und zusammenwachsen, und zwar in derselben Reihenfolge, in der die Abgliederung der Theile von vorn nach hinten erfolgt ist. Dabei dehnen sich die Ursegmente (Fig. 86) allmählich unter Vermehrung und



Fig. 86. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxusembryo mit 11 Ursegmenten nach HATSCHEK.

ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk*¹, *mk*² parietale, viscerale Lamelle des mittleren Keimblatts, *us* Ursegment, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, *dh* Darmhöhle.

Gestaltveränderung ihrer Zellen sowohl dorsal- als ventralwärts aus. Nach oben wachsen sie mehr und mehr zur Seite des Nervenrohrs empor, das sich mittlerweile von seinem Mutterboden, dem äusseren Keimblatt, ganz abgelöst hat. Nach abwärts schieben sie sich zwischen secundären Darm und äusseres Keimblatt hinein.

Schliesslich wäre gleich hier noch zu erwähnen, dass auf einem noch späteren Stadium, wie auf der rechten Seite der Fig. 86 zu sehen ist, die dorsalen Abschnitte der Ursegmente sich von den ventralen abschnüren. Die ersteren liefern unter Verlust ihres Lumens die quergestreifte Musculatur des Körpers, aus den Hohlräumen der letzteren aber leitet sich die eigentliche Leibeshöhle her, indem die trennenden Scheidewände sich verdünnen, einreissen und schwinden.

Aehnliche Vorgänge vollziehen sich in etwas abgeänderter Weise bei den übrigen Wirbelthieren.

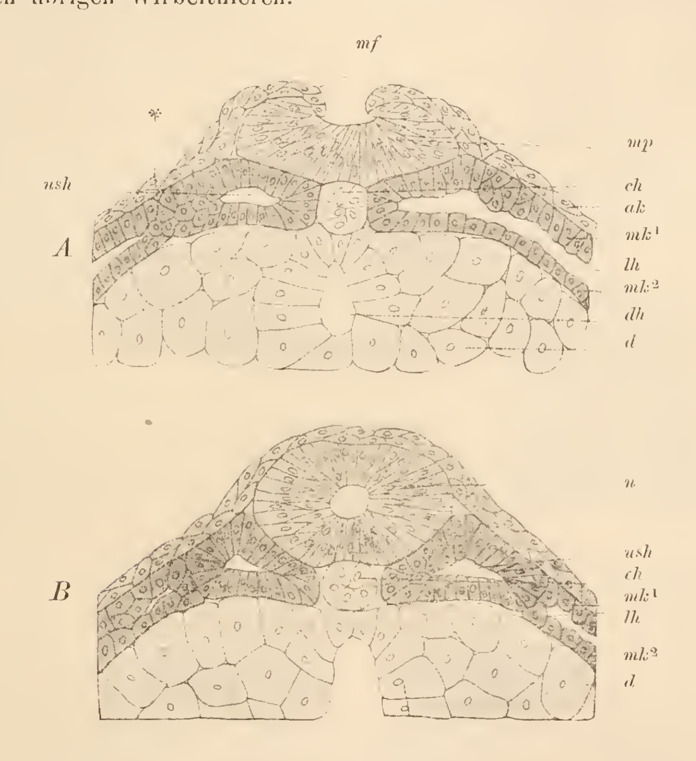


Fig 87. Zwei Querschnitte durch einen Tritonembryo.

A Querschnitt durch die Gegend des Rumpfes, in welcher das Nervenrohr noch nicht geschlossen ist und die Ursegmente sich von den Seitenplatten abzuschnüren beginnen.

B Querschnitt durch die Gegend des Rumpfes, in welcher das Nervenrohr geschlossen ist und die Ursegmente sich gebildet haben.

mf Medullarfalten; *mp* Medullarplatte; *n* Nervenrohr; *ch* Chorda; *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt; mk^1, mk^2 parietales, viscerales Mittelblatt; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle; *ush* Ursegmenthöhle; *d* Dotterzellen.

Bei den Tritonen verdickt sich das mittlere Keimblatt (Fig. 87 *A* und *B*) zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) und der Anlage des Centralnervensystems (*n*), welches noch nicht zu einem Rohr geschlossen ist, und hierbei tritt in dem verdickten Theil ein Hohlraum (*ush*) durch Aus-

einanderweichen der visceralen und parietalen Lamelle hervor. Die Verdickung ist nicht durch eine Vermehrung der Zellenlagen, sondern einzig und allein dadurch hervorgerufen worden, dass die Zellen an Höhe zunehmen und allmählich zu immer längeren Cylindern auswachsen, welche um den Hohlraum als Epithel angeordnet sind. Wir unterscheiden diese zu beiden Seiten der Chorda und des Nervensystems gelegenen verdickten Theile der mittleren Keimblätter als die Ursegmentplatten von den seitlichen Theilen oder den Seitenplatten. Im Bereich der Letzteren sind die Zellen niedriger und ist gewöhnlich noch kein deutlich markirter Hohlraum zwischen visceralem und parietalem Blatte vorhanden.

Beide Theile beginnen sich darauf durch Faltung und Abschnürung von einander zu sondern, wobei wieder der Sonderungsprocess am Kopfende beginnt und langsam nach dem Urmund fortschreitet. Es grenzen sich vorn die Ursegmentplatten (Fig. 87 *A* u. *B*) durch eine dorsale und ventrale Längsfurche von den Seitenplatten ab. Die Furchen sind dadurch entstanden, dass sich die beiden mittleren Keimblätter von den beiden Grenzblättern abgehoben und mit den abgehobenen gefalteten Theilen zusammengelegt haben.

Noch während die Abschnürung nach rückwärts fortschreitet, gliedert sich der Sack schon weiter in die einzelnen Ursegmente. Man bemerkt in seinem vorderen Bereiche (Fig. 88) in regelmässigen Entfernungen von einander Querfurchen; sie entsprechen kleinen Querfalten, welche von der dorsalen und ventralen Wand der Ursegmentplatte in die Höhlung hinein einander entgegen wachsen, bis sie sich treffen und unter einander verschmelzen. Aus dem vorderen Faltenblatt geht die hintere Wand des neugebildeten Ursegments, aus dem hinteren Faltenblatt die vordere Wand des Restes der Ursegmentplatte oder des folgenden der demnächst sich abschnürenden Säckchen hervor.

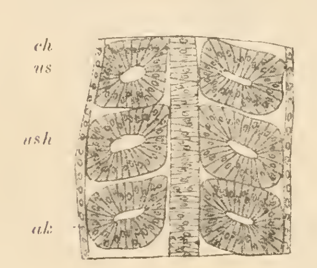


Fig. 88. Frontalschnitt durch den Rücken eines Tritonembryo mit ausgebildeten Ursegmenten.
Man sieht zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) die Ursegmente (*us*) mit ihren Ursegmenthöhlen (*ush*).

Unter den Wirbelthieren, die sich aus meroblastischen Eiern entwickeln, scheinen die Selachier den ursprünglichen Modus der Ursegmentbildung am deutlichsten zu zeigen. Indem die parietalen und die visceralen Lamellen des mittleren Keimblattes aus einander weichen, bildet sich jederseits eine deutliche Leibeshöhle aus. Der dorsale, an das Nervenrohr angrenzende Abschnitt derselben erhält verdickte Wandungen und entspricht der oben unterschiedenen Ursegmentplatte, die sich gleichzeitig mit dem Deutlichwerden der Leibeshöhle in die Ursegmente zu gliedern beginnt. Im vorderen Abschnitte des Embryo werden eine Reihe von queren Theilungslinien bemerkbar, deren Zahl nach rückwärts continuirlich zunimmt. Anfänglich hängen die Höhlungen der durch die Querfurchen von einander getrennten Ursegmente noch mit der gemeinsamen Leibeshöhle ventralwärts durch enge Oeffnungen zusammen. Man kann daher die vorliegenden Befunde auch so darstellen, dass die Leibeshöhle nach dem Rücken des Embryo zu mit

einer Reihe dicht hintereinander gelegener, kleiner, sackartiger Ausstülpungen besetzt ist. Bald nach ihrem Entstehen aber schnüren sie sich von der Leibeshöhle ganz ab und bilden allseits abgeschlossene würfelförmige Körper mit der aus der Leibeshöhle abstammenden Ursegmenthöhle im Inneren.

Während bei den Selachiern noch deutlich hervortritt, dass die Bildung der Ursegmente auf Faltung und Abschnürung beruht, ist dieser Process bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren bis zur Unkenntlichkeit verwischt; es lässt sich dies einfach darauf zurückführen, dass die beiden Lamellen des mittleren Keimblattes längere Zeit fest aufeinander gepresst bleiben und später auseinander zu weichen beginnen und dass sie aus mehreren Lagen kleiner polygonaler Zellen zusammengesetzt sind. Der Faltungs- und Abschnürungsprocess erscheint hier als Spaltung einer soliden Zellenplatte in kleine cubische Stücke.

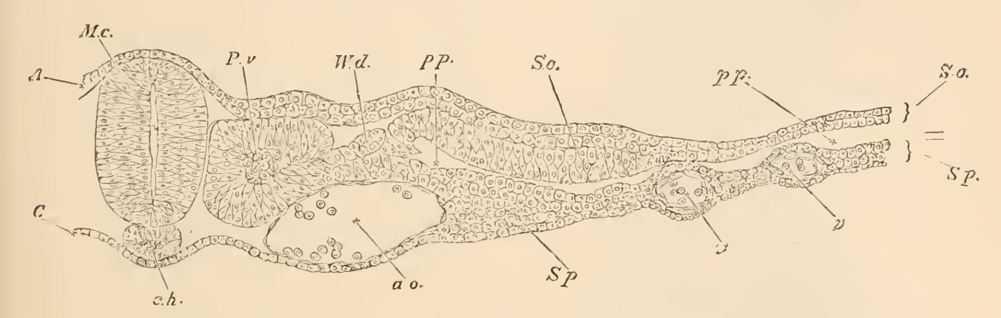


Fig. 89. Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryo von 45 Stunden nach Balfour.

Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt theilweise gesondert in das Ursegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwischen sich fasst.

Mc Medullarrohr; *Pv* Ursegment; *So* Rumpfplatte; *Sp* Darmplatte; *pp* Leibeshöhle; *ch* Chorda; *A* äusseres Keimblatt, *C* inneres Keimblatt; *ao* Aorta; *v* Blutgefäss; *Wd* Wolff'scher Gang.

Der an Chorda und Nervenrohr angrenzende Theil des mittleren Keimblattes bildet an dem Durchschnitt durch einen Hühnerembryo (Fig. 89) eine aus vielfach übereinander gelagerten kleinen Zellen bestehende compacte Masse (*Pv*), die, soweit sie nicht in einzelne Stücke gegliedert ist, als Ursegmentplatte bezeichnet wird. In unserer Figur hängt sie seitwärts noch durch eine dünne Zellenbrücke mit den Seitenplatten zusammen, in deren Bereich die mittleren Keimblätter dünner und durch einen Spalt von einander geschieden sind.

Bei Betrachtung der Keimhaut von der Fläche erscheint die Gegend der Ursegmentplatten, wie im hinteren Abschnitt des 9 Tage alten Kaninchenembryo (Fig. 90) zu sehen ist, dunkler als die Gegend der Seitenplatten, so dass man beide von einander als Stammzone (*stz*) und als Parietalzone (*pz*) unterschieden hat.

Die Entwicklung der Ursegmente macht sich beim Hühnchen am Anfang des zweiten Tages der Bebrütung, beim Kaninchen etwa am achten Tage bemerkbar. In der Stammzone in einiger Entfernung vor der Primitivrinne etwa in der Mitte der Embryonalanlage und links und rechts von der Chorda und dem Nervenrohr treten helle quere Streifen

auf (Fig. 90). Sie entsprechen Querspalten, durch welche die Ursegmentplatten in die kleinen und soliden cubischen Ursegmente (*uw*) abgetheilt werden. Bei dem in Fig. 90 dargestellten 9 Tage alten Kaninchenembryo sind die Ursegmentplatten nach vorn in acht Paar Ursegmente (*uw*) zerfallen, während sie am hinteren Ende der Embryonalanlage noch zusammenhängende Zellenmassen darstellen, die in der Flächenansicht dunkler als die Umgebung erscheinen und als Stammzone (*stz*) unterschieden werden.

Auf einem etwas weiter vorgerückten Stadium entwickeln die Ursegmente, wahrscheinlich unter Ausscheidung von Flüssigkeit, in ihrem Innern wie bei den Amphibien und Elasmobranchiern eine Höhle, um welche sich die Zellen in radiärer Richtung herum gruppiren. Auch diese Höhle steht anfänglich wie bei den Elasmobranchiern mit dem Leibesspalt seitwärts in Zusammenhang, bis sich das Ursegment vollständig abgeschnürt hat.

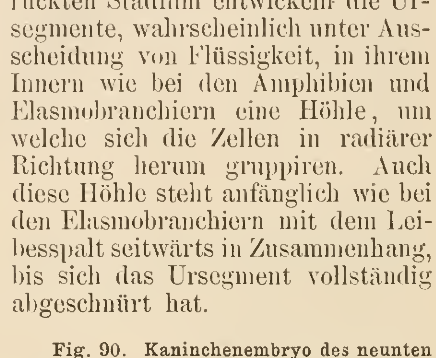


Fig. 90. Kaninchenembryo des neunten Tages, von der Rückenseite gesehen. Nach Kölliker. 21fach vergrössert.

Man unterscheidet die Stammzone (*stz*) und die Parietalzone (*pz*). In der ersteren haben sich 8 Paar Ursegmente zur Seite der Chorda und des Nervenrohrs angelegt.

ap Heller Fruchthof; *rf* Rückenfurche; *vh* Vorderhirn; *ab* Augenblasen; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *uw* Ursegment; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *h* Herz; *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte; *af* Amnionfalte; *vo* Vena omphalomesenterica.

Von dem bisher betrachteten Gliederungsprocess wird bei den Wirbelthieren ausser der Rumpfregion noch ein Theil der Kopfregion der Embryonalanlage betroffen. Man muss daher einerseits von Kopf- und andererseits von Rumpfsegmenten sprechen. Zahl und Beschaffenheit der ersteren ist bis jetzt am Genauesten für die Elasmobranchier durch Balfour, Milnes Marshall und Wijhe ermittelt worden. Es finden sich hier 9 Paar hohle Kopfsegmente. Bei den höheren Wirbelthieren sind solche gleichfalls, wenn auch in geringerer Anzahl, beschrieben worden, doch bedürfen hier die weniger scharf ausgeprägten Bildungen noch weiterer Untersuchung.

Jedenfalls ergibt das genauere Studium der frühesten embryonalen Gliederung des Körpers in eine grössere Anzahl von Folgestücken das für die allgemeine Morphologie des Wirbelthierkörpers hochwichtige Ergebniss, dass *der Kopf nicht minder als der Rumpf einen gegliederten Körpertheil darstellt und keinenfalls aus einem einzigen Ursegment hervorgegangen ist.*

Zusammenfassung.

1) Bei den Wirbelthieren sondern sich die mittleren Keimblätter gleich nach ihrer Entstehung durch Faltungs- und Abschnürungsprocesse in mehrere Anlagen.

2) Der Sonderungsprocess im mittleren Keimblatt zeigt zwei Modificationen.

a) Beim Amphioxus gliedern sich die mittleren Keimblätter gleich bei ihrem ersten Auftreten vollständig in hintereinandergelegene Ursegmente.

Später erst zerfällt jedes Ursegment in einen dorsalen Abschnitt (eigentliches Ursegment) und einen ventralen Abschnitt.

Die dorsalen oder die eigentlichen Ursegmente liefern die quergestreifte Musculatur des Rumpfes.

Die ventralen Segmente bilden die Leibeshöhle, welche anfangs segmentirt ist, später unter Schwund der Scheidewände ein einheitlicher Hohlraum wird.

b) Bei allen übrigen Wirbelthieren sondern sich die Anlagen der mittleren Keimblätter zuerst in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, in die Ursegmentplatten und in die Seitenplatten.

Die Seitenplatten bleiben unsegmentirt. Die in ihnen durch Auseinanderweichen des parietalen und des visceralen Mittelblatts sichtbar werdende Leibeshöhle ist in jeder Körperhälfte von Anfang an ein einheitlicher Raum.

Die Ursegmentplatten werden allein segmentirt und zerfallen in die hintereinander gelegenen Ursegmente.

3) Die Segmentirung der mittleren Keimblätter erstreckt sich auch auf die spätere Kopfregion des Embryo. Man unterscheidet daher

a) Kopfsegmente, deren Anzahl bei Selachiern 9 beträgt.

b) Rumpfsegmente, deren Anzahl während der Entwicklung vom hinteren Rumpfende her eine beständige Vermehrung erfährt.

NEUNTES CAPITEL.

Entwicklung von Bindesubstanz und Blut. (Die Mesenchymtheorie.)

Mit der Frage nach der Entstehung von Bindesubstanz und Blut betreten wir ein noch nicht genügend durchforschtes Gebiet, dessen Bearbeitung zur Zeit von mehreren Seiten in Angriff genommen worden ist. Auch hier wollen wir, ehe wir mit den schwierigen Verhältnissen der Wirbelthiere beginnen, uns mit einem einfacheren Fall aus der Entwickelung wirbelloser Thiere bekannt machen.

Bei Coelenteraten und Echinodermen bildet sich zwischen den aus Epithelzellen zusammengesetzten Keimblättern ein Stützgewebe aus. Es besteht aus einer homogenen Gallerte, in welche einzelne isolirte kugelige oder sternförmige Zellen, die vermöge amöboider Bewegung ihren Ort verändern können, eingestreut sind. Dasselbe entwickelt sich meist sehr frühzeitig, bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Blastulastadium (Fig. 91).

In den Hohlraum der Blastula (*A*) ist von den Epithelzellen eine homogene weiche Substanz, der Gallertkern, ausgeschieden worden. In

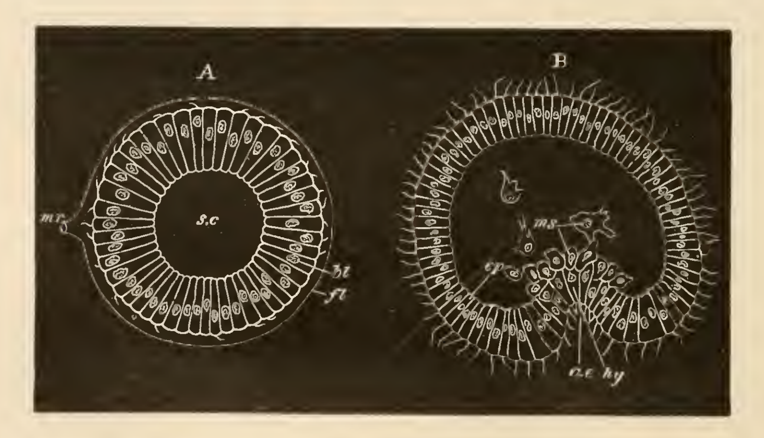


Fig. 91. Zwei Entwicklungsstadien von Holothuria tubulosa, im optischen Querschnitt, (nach SELENKA) aus BALFOUR.

A Blastosphaerastadium am Ende der Furchung. *B* Gastrulastadium.

mr Mikropyle, *fl* Chorion, *sc* Furchungshöhle, *bl* Keimhaut (Blastoderm); *ep* äusseres, Keimblatt, *hy* inneres Keimblatt; *ms* vom inneren Keimblatt abstammende amöboide Zellen; *ae* Urdarm.

denselben wandern dann aus dem Epithel und zwar aus dem bestimmten Bezirk, welcher bei der Gastrulabildung als inneres Keimblatt (*hy*) eingestülpt wird (Fig. 91 *B*) mehrere Zellen (*ms*) ein, indem sie ihren epithelialen Character verlieren und nach Art von Lymphkörperchen Fortsätze ausstrecken und als Wanderzellen sich in der Gallerte verbreiten.

Auf dem Gastrulastadium und später stellt die zellenhaltige Gallerte zwischen dem äusseren und dem inneren Keimblatt eine dritte Schicht dar, die in histologischer Hinsicht von den epithelialen Grenzblättern ganz verschieden beschaffen ist und nach der oben gegebenen Definition, nach welcher wir unter Keimblatt nur eine Lage von epithelial angeordneten, eine Oberfläche begrenzenden Embryonalzellen verstehen, nicht als ein mittleres Keimblatt bezeichnet werden darf. Sie ist ein Product der primären Keimblätter, welches durch den Namen Mesenchym oder Zwischenblatt von ihnen unterschieden werden mag.

Einmal gebildet, wächst das Mesenchym als selbständiges Gewebe weiter, indem die auf einem bestimmten Entwicklungsstadium zuerst in die Gallerte eingewanderten Zellen, die man auch die Mesenchymkeime nennen kann, sich durch Theilung ununterbrochen vervielfältigen. Bei seinem Wachsthum dringt hierbei das Mesenchym in alle Lücken hinein, welche entstehen, wenn die beiden Grenzblätter, wie bei vielen Coelenteraten etc., durch Faltenbildung und Ausstülpung die complicirtesten Formen bedingen, überall eine Unterlage und Stütze für die aufliegenden Epithelblätter abgebend.

Ein ähnlicher Process, wie wir ihn eben kennen gelernt haben, scheint auch bei den Wirbelthieren, nachdem die beiden primären Keimblätter angelegt worden sind, zur Entstehung von Bindegewebe 'und Blut zu führen, von zwei Geweben, welche in morphologischer und physiologischer Hinsicht dem Mesenchym der wirbellosen Thiere entsprechen.

Da die ganze Mesenchymfrage bei den Wirbelthieren noch im Werden begriffen ist, kann die folgende Darlegung nicht etwas Abgeschlossenes bieten, sondern muss in vieler Hinsicht den Character des Provisorischen an sich tragen. So kann auch hier nicht auf alle Wirbelthierclassen Bezug genommen werden, da die Mesenchymbildung bei Amphioxus, den Cyclostomen und Amphibien noch nicht Gegenstand einer eingehenderen Untersuchung gewesen ist.

Bei den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel, sowie bei den Eiern der Säugethiere scheint die Entwicklung von Bindesubstanz und Blut auf eine bestimmte Zone der Keimscheibe, auf einen Theil des dunklen Furchthofs beschränkt zu sein. Derselbe setzt sich zur Zeit, wo sich das mittlere Keimblatt durch Faltenbildung vom Urmund aus anzulegen beginnt, nur aus den beiden primären Grenzblättern zusammen. Beim Hühnchen, das wir unserer Darstellung besonders zu Grunde legen wollen, ist das äusssere Keimblatt, wie schon früher im Capitel V beschrieben wurde, im Allgemeinen einfach beschaffen, da es aus einer einzigen Lage kleiner cubischer Zellen gebildet wird. Das innere Keimblatt (Fig. 92 *ik*) dagegen verändert, je mehr wir uns dem Rande der Scheibe nähern, seine Beschaffenheit. In dem hellen Fruchthof und in dem nächst angrenzenden Theil erscheint es als eine einfache Lage von stark abgeplatteten Zellen und ist vom Dotterboden durch eine mit eiweisshaltiger Flüssigkeit gefüllte Höhle getrennt; im dunklen Furchthof ruht es dem Dotter unmittelbar auf, seine Zellen

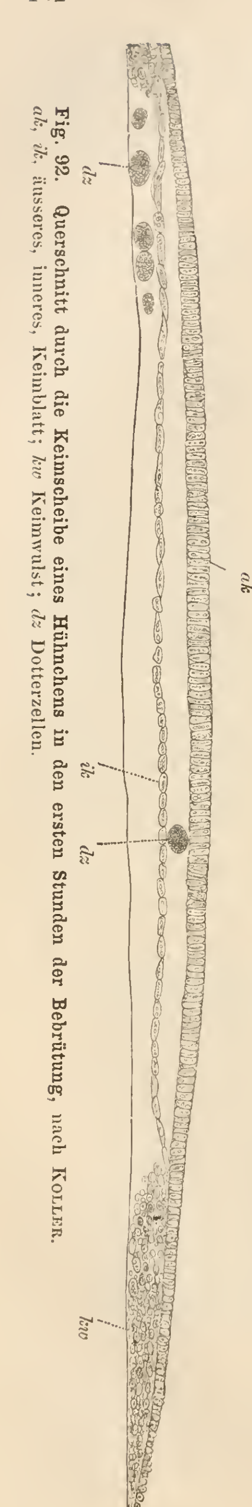


Fig. 92. Querschnitt durch die Keimscheibe eines Hühnchens in den ersten Stunden der Bebrütung, nach Koller. *ak*, *ik*, äusseres, inneres, Keimblatt; *kw* Keimwulst; *dz* Dotterzellen.

werden hier höher, cubisch oder polygonal und endlich hört es mit einer sehr stark verdickten Randzone, dem schon früher erwähnten Keimwulst oder Keimwall (*kw*) auf. Es ist dies die wichtige Gegend des Keims, mit welcher wir uns in diesem Capitel besonders eingehend zu beschäftigen haben.

Ueber die histologische Structur des Keimwalls beim Hühnchen sind zur Zeit die Ansichten noch getheilt. Auf der einen Seite stehen Kölliker und H. Virchow, auf der anderen Seite His, Disse, Balfour, Kollmann, Waldeyer und Andere.

Nach den Angaben von Kölliker besteht der Keimwulst aus mehreren Lagen grosser, polygonaler Zellen, deren Kerne und Zellgrenzen nicht deutlich hervortreten, weil in ihrem Protoplasma eigenthümliche grosse Inhaltskörper eingeschlossen sind. Der Wulst soll an der Entwicklung des Bindegewebskeimes keinen Antheil haben, sondern nur bei dem grossartigen Flächenwachsthum des unteren Keimblattes verwendet werden: hierbei soll sich später die mehrschichtige Masse in ein einschichtiges Blatt durch Verschiebung der Zellen umwandeln.

Nach der Ansicht der anderen namhaft gemachten Forscher ist der Keimwulst theils aus Embryonalzellen, die sich von einander abgrenzen lassen, theils aus Dottermaterial aufgebaut, in welches, wie auf den Endstadien des Furchungsprocesses, zahlreiche in Protoplasma eingehüllte grössere und kleinere Dotterkerne (die Merocyten) eingeschlossen sind.

Für diese Auffassung trete auch ich ein und will ich zu Gunsten derselben namentlich noch den einen Punkt anführen, dass freie Kerne im Dotter auch auf späteren Stadien der Keimblattbildung bei Selachiern, Teleostiern und Reptilien (Kupffer, Hoffmann, Rückert, Strahl, Swaen) mit aller Sicherheit im Randbezirk nachgewiesen worden sind.

Die genaueste Beschreibung der Dotterkerne hat Rückert für das Ei der Selachier gegeben (Fig. 93). Sie sind hier am Randtheil der Keimscheibe in den Dotter in nicht geringer Zahl eingebettet und zeichnen sich durch ihre Grösse aus, welche das Zehnfache vom Durchmesser eines gewöhnlichen Kerns erreichen kann (k', k^*). Von dem den Kern (k^*) einhüllenden Protoplasmamantel geht ein reich verzweigtes Netzwerk von Ausläufern aus. In die Lücken des Netzes sind Dotterelemente (*d*) in grösserer Menge eingelagert von der Grösse der gewöhnlichen Dotterplättchen bis herab zu den feinsten Körnern. Erstere sind häufig in

Zerfall begriffen. Man kann hieraus wie aus anderen Erscheinungen schliessen, dass am Rand des Keims ein lebhafter Verbrauch von Deutoplasma stattfindet. Dieses wird von dem kernhaltigen Protoplasmanetz als Nahrungsmaterial aufgenommen und durch intracelluläre Verdauung zu seinem Wachsthum verwendet. In Folge dessen sieht man auch die Dotterkerne in lebhafter Vermehrung.

Nach der Oberfläche des Dotters zu gehen aus den tiefer gelegenen grossen Dotterkernen Haufen kleinerer Kerne (Fig. 93 *k*) hervor. Aus

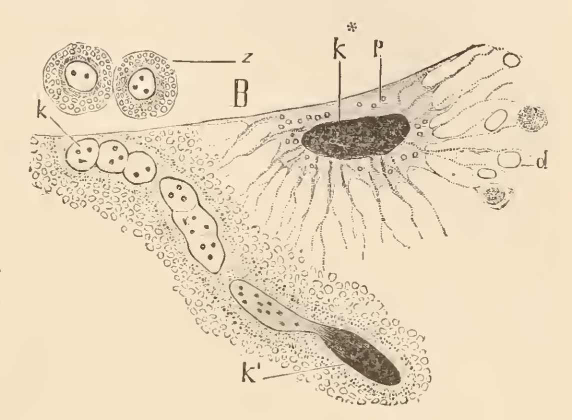


Fig. 93. Dotterkerne (Merocyten), von Pristiurus unterhalb der Keimhöhle *B* **gelegen,** nach Rückert.
z Embryonalzellen, *k* oberflächliche helle Kerne, *k'* Kern aus der Tiefe, *k** chromatinreicher Randkern, grossentheils vom umgebenden Dotter befreit, um die Ausläufer des Protoplasmamantels zu demonstriren, *d* Dotterplättchen.

diesen werden schliesslich echte Keimzellen (*z*), indem die kleinen Kerne mit einem Protoplasmamantel umgeben sich vom Dotter gleichsam durch einen Act nachträglicher Furchung ablösen. „Indem so die Merocyten einerseits ununterbrochen neues Nährmaterial aus dem Dotter aufnehmen, andererseits dasselbe fortwährend in Form von Zellen an die Keimblätter des werdenden Embryo abgeben, stellen sie zwischen letzterem und dem Dotter ein wichtiges Bindeglied dar.“ (Rückert.)

Aehnliches ist von Kupffer und Gensch für die Knochenfische beschrieben worden. Auch bei diesen besteht die Keimhaut in der Randzone, in welcher später das Blut auftritt, nur aus zwei Keimblättern, indem das mittlere Keimblatt mehr medianwärts mit scharfem Rande aufhört. Das äussere Blatt ist eine Doppellage abgeplatteter Zellen und ist durch einen Spaltraum vom unteren Keimblatt getrennt, in dessen Randbezirk wieder deutlich abgegrenzte Zellterritorien vermisst werden. Anstatt dessen sind in die fein granulirte Dotterrinde isolirte „grosse plasmodienartige Zellen“ mit grossen Kernen eingebettet und durch Protoplasmaausläufer untereinander in Verbindung gesetzt. Auch hier entstehen aus ihnen nach dem äusseren Keimblatt zu Haufen kleiner rundlicher Zellen mit kleineren Kernen.

Bei der Frage nach der Bedeutung des verdickten mit Dotterkernen durchsetzten Randbezirks der meroblastischen Eier muss ich mich auf die Seite derjenigen Forscher stellen, welche ihm eine doppelte Aufgabe zuertheilen. Einmal trägt er zur Vergrösserung des unteren Keimblattes bei, indem einzelne Zellen selbständig werden und sich an die epithelial angeordneten Elemente seitlich anschliessen; zweitens liefert er während eines begrenzten Entwicklungsstadiums das

Zellenmaterial, aus welchem sich die Bindesubstanzen und das Blut entwickeln.

Zur Stütze dieser zweiten wichtigen Behauptung berufe ich mich auf die von Rückert, Swaen, Gensch, Hoffmann u. a. bei Selachiern, Teleostiern und Reptilien gemachten Beobachtungen.

Bei Selachiern bildet sich der vordere Rand der Keimscheibe zuerst zur Gefässzone um. Hier konnte Rückert zahlreiche und unzweideutige Belege finden, dass die eigenthümlichen oben beschriebenen mit grossen Kernen versehenen Zell-Elemente des Dotters (Merocyten) zur Bildung der Blutinseln beitragen, indem sie in Haufen kleiner Zellen zerfallen, sich vom dotterhaltigen Theil des unteren Keimblattes ablösen und sich einerseits in die Wandzellen der ersten Gefässe, andererseits in Blutkörperchen sondern. Er lässt auch weiterhin das für die Blutbildung bestimmte Material sich durch frisch abgefurchte Zellen vom Dotter aus ergänzen.

Mit derselben Bestimmtheit bemerkt Swaen „Les premiers îlots sanguins se développent aux dépens des élements de l'hypoblaste. Ces derniers constituent à la fin de ce developpement les parois de cavité vasculaires closes et les cellules sanguines qui les remplissent." Ebenso macht Gensch bei den Knochenfischen die grossen Zellen im Dotter für die Blutbildung verantwortlich. Auch für die Reptilien findet Hoffmann, dass das Blut und die endothelialen Gefässwände und die zwischen den Gefässen gelegenen spindeligen Zellen ein Product des inneren Keimblattes sind und dass sie an bestimmten Stellen der Keimscheibe schon zu einer Zeit auftreten, in der sich das mittlere Keimblatt dort noch nicht angelegt hat.

Die Untersuchung der Vögel hat minder beweisende Bilder geliefert, doch wird auch vom Hühnchen angegeben, dass am Ende des ersten Bebrütungstages der Keimwall durch Wucherung der im Dotter eingeschlossenen Kerne sehr zellenreich geworden ist und dass hierauf sein Zellenreichthum wieder abnimmt. Es löst sich nämlich jetzt ein Theil der durch lebhafte Wucherung gebildeten Zellen von ihm ab, geräth in den Zwischenraum zwischen äusserem und innerem Keimblatt und erzeugt hier eine dritte, an Mächtigkeit immer mehr zunehmende, selbständige Schicht, während der Rest sich nur zu einem Epithel aus grossen, Dotterkörner einschliessenden Cylinderzellen umgestaltet. Die mittlere Schicht wurde früher und wird auch jetzt noch von vielen Seiten wie von Kölliker zum mittleren Keimblatt hinzugerechnet, von anderen Forschern aber wird sie als eine selbständige Anlage des Keims beurtheilt und ist in diesem Sinne von His als Parablast, von Disse und Anderen als Gefässblatt, von Rauber als Desmohaemoblast und von Kollmann als Randkeim oder Acroblast beschrieben worden. Auch nach meiner Meinung ist es von dem durch Einfaltung entstehenden mittleren Keimblatt als etwas Eigenartiges zu unterscheiden und als Mesenchymkeim zu bezeichnen.

Etwas Eigenartiges ist die Schicht vor allen Dingen aus dem Grunde, weil sie unabhängig und getrennt vom mittleren Keimblatt und in einer vollständig anderen Weise entsteht, so dass sie keinenfalls mit ihm zusammengeworfen werden darf.

Das mittlere Keimblatt entwickelt sich durch Einstülpung von der Primitivrinne, dem Urmund, her, und breitet sich von der Medianebene seitwärts aus, ist also

zuerst im Embryonalbezirk angelegt, und schiebt sich von hier zwischen die beiden Grenzblätter in den hellen und dann in den dunklen Fruchthof hinein. Es ist seiner Bildungsweise und wesentlichen Bestimmung nach ein epitheliales Organ. Im Gegensatz zu dieser axialen Körperanlage ist der Rand- oder Mesenchymkeim eine periphere Anlage, entstanden, wie der Mesenchymkeim wirbelloser Thiere, durch Abspaltung von dem dotterhaltigen Theil des unteren Keimblattes; er ist als getrennte Schicht schon zu einer Zeit nachzuweisen, wo die axiale Anlage des mittleren Keimblatts in den hellen und dunklen Fruchthof noch gar nicht eingedrungen ist, eine Behauptung, die von Disse, Kollmann u. a. aufgestellt, von Kölliker dagegen angefochten wird.

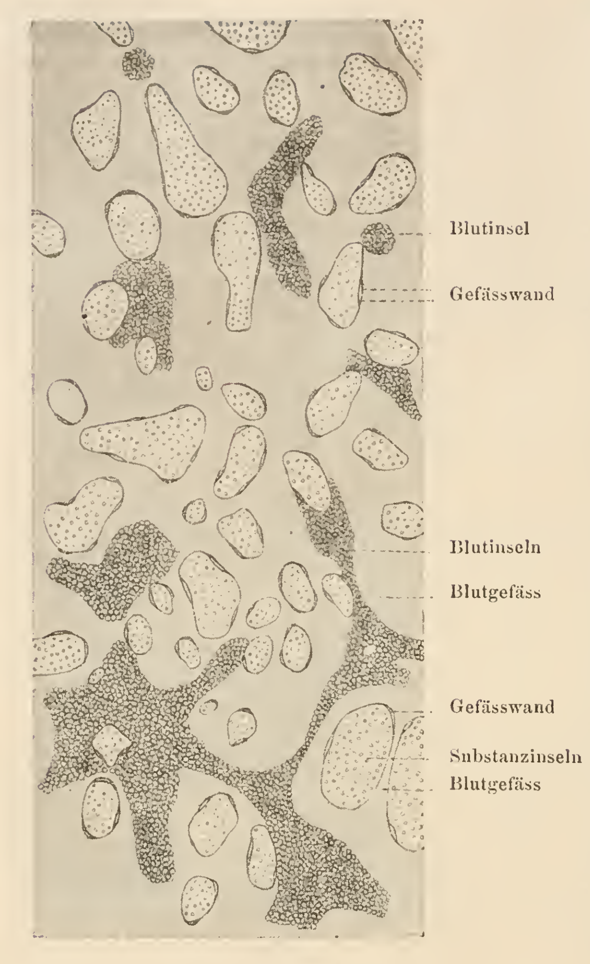
Was die weiteren Veränderungen anbetrifft, welche der Mesenchymkeim beim Hühnchen erleidet und durch die er sich in Bindesubstanz, Gefässe und Blut umwandelt, so schliesse ich mich auf diesem gleichfalls schwierigen Untersuchungsgebiet im Ganzen der Darstellung Kölliker's an.

Wenn sich der Mesenchymkeim in dem dunklen Fruchthof vom Keimwall als ein besonderes Blatt absondert, was beim Hühnchen am Ende des ersten Tages der Bebrütung geschieht, so ordnen sich seine Zellhaufen zu cylindrischen oder unregelmässig begrenzten Strängen an, die sich untereinander zu einem engmaschigen Netzwerk verbinden; sie sind die ersten Anlagen sowohl für die Gefässe als auch für den Gefässinhalt oder das Blut. In den Lücken des Netzes finden sich Gruppen von Keimzellen, welche später zu embryonalem Bindegewebe werden und die Substanzinseln (Fig. 94) der Autoren darstellen.

Am Anfang des zweiten Tages der Bebrütung werden die soliden Gefässanlagen um so deutlicher, je mehr sie sich nach aussen durch eine besondere Wandung abgrenzen und je mehr sie in ihrem Inneren einen Hohlraum erhalten. Die Gefässwand entwickelt sich aus den oberflächlichsten Zellen der Stränge und ist in den ersten Tagen der Bebrütung aus einer einzigen Schicht ganz abgeplatteter polygonaler Elemente zusammengesetzt; daher man die ersten Gefässe des Embryo auch vielfach als Endothelröhren bezeichnet hat. (Fig. 94, Fig. 95 *gw*).

Der Hohlraum der Gefässe bildet sich wahrscheinlich in der Weise, dass die von der Wandung eingeschlossenen Zellen der ursprünglich soliden Stränge eine Flüssigkeit, das Blutplasma, ausscheiden und dadurch auseinander und zur Seite gedrängt werden. Sie stellen dann hie und da Verdickungen der Wand dar und ragen als Hügel locker verbundener kugeliger Zellen in die Flüssigkeitsräume hinein (Fig. 94 Blutinseln). Die eben wegsam werdenden Gefässe sind in Folge dessen sehr unregelmässig beschaffen, indem enge und weitere, oft mit Aussackungen versehene Stellen abwechseln (Fig. 94) und indem bald die Gefässe ganz ausgehöhlt und mit Flüssigkeit gefüllte Endothelröhren darstellen, bald durch die verschieden gestalteten von der Wand vorspringenden Zellenaggregate noch mehr oder minder unwegsam sind.

Die Zellenaggregate selbst sind nichts anderes als die Bildungsherde der geformten Bestandtheile des Blutes. Es werden die kugeligen, kleinen, kernhaltigen Zellen, welche noch dunkle Dotterkörnchen einschliessen, zuerst durch Auflösung der letzteren homogener,



dann nehmen sie, indem sich in ihnen Blutfarbstoff bildet, eine schwach gelbliche Farbe an, die allmählich intensiver wird.

Wenn man zu dieser Zeit eine vom Dotter abgelöste Keimhaut betrachtet, so zeigt sich die Zone, in welcher die Blutbildung stattfindet, mit mehr oder minder intensiv blutroth gefärbten Punkten besetzt, welche theils rundlich, theils länglich, theils verästelt sind und als die Blutpunkte oder Blutinseln der Keimhaut bekannt sind (Fig. 94). Von diesen Bildungsherden lösen sich nun die oberflächlichen Zellen ab und gerathen als isolirte rothe Blutkörperchen in die Blutflüssigkeit hinein. Hier vermehren sie sich, ebenso wie in den Blutinseln, durch Theilung, wobei ihr Kern sich in die bekannten Spindelfiguren umwandelt.

Fig. 94. Ein Stück des Gefässhofes von der Keimscheibe eines Hühnchenembryo, bei welchem 12 Urwirbel entwickelt sind. Nach Disse.
Man sieht das Netz der dunkler schattirten Blutbahnen, in denen die Blutinseln, die Bildungsherde der Blutkörperchen, liegen. Die hellen Lücken im Gefässnetz, dessen Wand von platten Endothelzellen gebildet wird, sind sie Substanzinseln.

Wie zuerst Remak gezeigt hat, sind sich theilende Blutzellen beim Hühnchen bis zum 6ten Tage der Bebrütung in grosser Anzahl zu beobachten, während sie späterhin seltener werden und dann ganz verschwinden. Auch bei den Säugethieren und beim Menschen (Fol) besitzen die ersten embryonalen Blutkörperchen, welche wie bei den anderen Wirbelthieren zu dieser Zeit mit einem echten Zellenkern versehen sind, das Vermögen der Theilung.

In demselben Maasse, als sich noch weiter Blutkörperchen von den Blutpunkten ablösen, werden diese immer kleiner und schwinden endlich ganz, die Gefässe aber enthalten dann ohne Ausnahme anstatt einer hellen Flüssigkeit, rothes, an geformten Bestandtheilen reiches Blut (Fig. 95, *bl*).

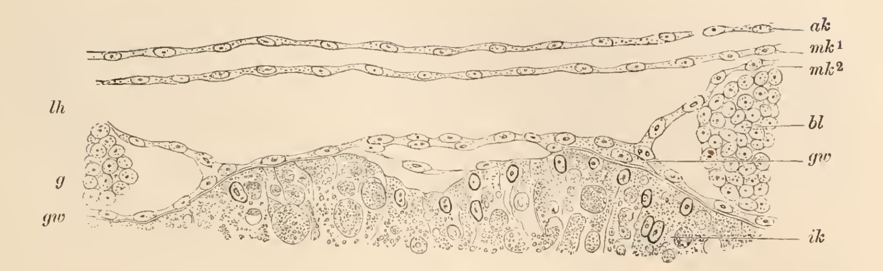


Fig. 95. Querschnitt durch ein Stück des Gefässhofes nach Disse.
ak, *ik* Aeusseres, inneres Keimblatt; *mk*[1], *mk*[2] parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *lh* ausserembryonale Leibeshöhle; *gw* Gefässwand aus Endothelzellen gebildet; *bl* Blutzellen; *g* Gefässe.

Weiterhin gehen in den sogenannten Substanzinseln (Fig. 94) Veränderungen vor sich, welche zur Entstehung embryonaler Bindesubstanz führen. Die zuerst kugligen Keimzellen rücken unter Ausscheidung einer homogenen Zwischensubstanz weiter auseinander, sie werden sternförmig (Fig. 96) und strecken Fortsätze aus, mit welchen sie sich zu einem in der Gallerte überall verbreiteten Netzwerk verbinden; andere legen sich den Endothelröhren der Gefässe an.

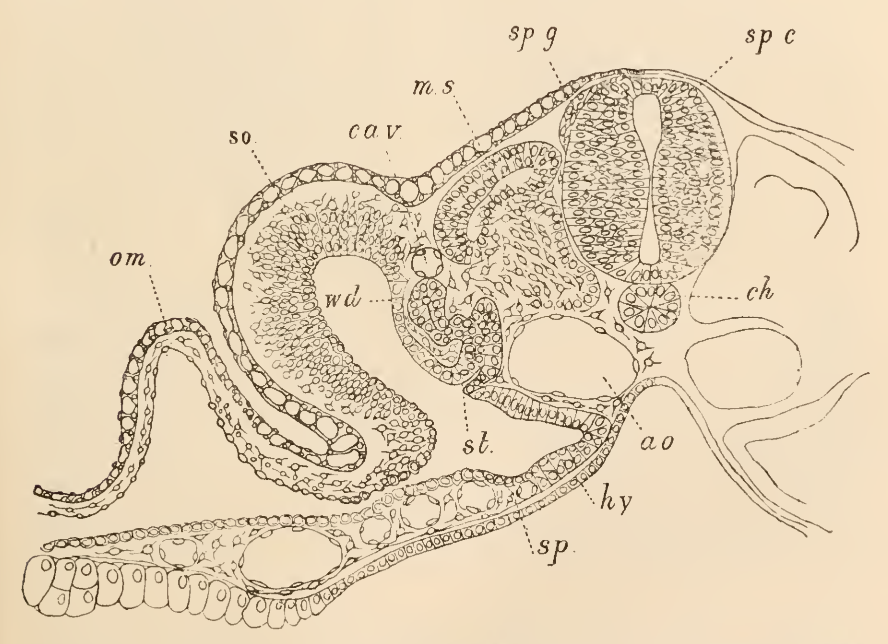


Fig. 96. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr 24 Mesoblastsomiten. Nach Balfour.
Man sieht die 4 ursprünglichen Keimblätter und die aus ihnen entstandenen Organe durch geringe Mengen embryonaler, sternförmige Zellen enthaltender Bindesubstanz, in welcher zugleich die Gefässanlagen eingeschlossen sind, von einander getrennt.
om Amnion; *so* Hautfaserblatt; *sp* Darmfaserblatt; *wd* Wolff'scher Gang; *st* Segmentalcanal; *cav* Cardinalvene; *ms* Muskelplatte; *spg* Spinalganglion; *spc* Rückenmark; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *hy* inneres Keimblatt.

Nach vollendeter Gefäss- und Blutbildung ist der Bezirk des dunklen Fruchthofes, in welchem die eben geschilderten Processe stattgefunden haben, bei allen meroblastischen Eiern sowie bei den Eiern der Säugethiere nach aussen scharf abgegrenzt (Fig. 97). Es hört nämlich das dichte Netz der Blutgefässe nach aussen mit einer einen Kreis beschreibenden breiten Randvene (Vena oder Sinus terminalis) (*st*) plötzlich auf.

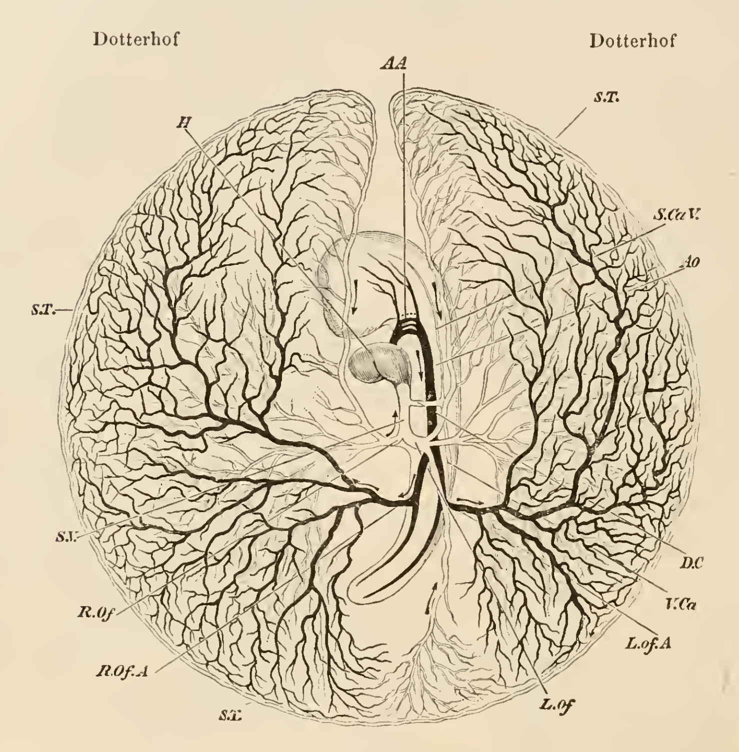


Fig. 97. Schema des Gefässsystems des Dottersacks am Ende des dritten Brüttages, nach BALFOUR.

Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt. Der Theil des dunklen Fruchthofes, in welchem sich das dichte Gefässnetz gebildet hat, ist nach aussen durch den Sinus terminalis scharf abgegrenzt und stellt den Gefässhof her, nach aussen von ihm liegt der Dotterhof. Die Umgebung des Embryo ist frei von einem Gefässnetz und wird nach wie vor als heller Fruchthof unterschieden.

H Herz; *AA* Aortenbogen; *Ao* Rückenaorta; *LOf.A* linke, *ROf.A* rechte Dotterarterie; *S T* Sinus terminalis; *L Of* linke, *R.Of* rechte Dottervene; *S.V* Sinus venosus; *D.C* Ductus Cuvieri; *S Ca.V* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind hell gelassen; die Arterien schwarz schattirt.

Nach aussen von dem Sinus terminalis bildet sich auf dem Dotter kein Blut mehr und kein Blutgefäss. Wohl aber breiten sich hier die beiden primären Keimblätter, und zwar das äussere rascher als das innere, lateralwärts noch weiter über dem Dotter so lange aus, bis sie ihn ganz umwachsen haben.

Wir müssen daher jetzt am dunklen Fruchthof (Tafel I, Fig. 2, Seite 162) zwei ringförmige Bezirke unterscheiden, den Gefässhof

(*gh*) und den Dotterhof (*dh*), die Area vasculosa und die Area vitellina. Da ausserdem der helle Fruchthof nach wie vor zu erkennen ist, da er nur von wenigen zum Embryo führenden Hauptgefässstämmen durchsetzt wird, so wird der embryonale Körper im Ganzen von 3 Zonen oder Höfen des ausserembryonalen Theiles der Keimblätter umschlossen.

Ueber die Ausbreitung des Blutbindesubstanzkeims ist jetzt noch Folgendes zu berichten:

Wie zuerst His auseinandergesetzt hat, dringt der Mesenchymkeim, eine ursprünglich periphere Anlage, vom dunklen Fruchthof in den hellen und von hier in den embryonalen Körper selbst hinein und breitet sich gleichwie das Mesenchym der Coelenteraten überall in den Lücken zwischen den epithelialen Grenzblättern und den durch Abschnürung aus ihnen entstandenen Producten aus.

An allen den Stellen, an welchen seine Einwanderung erfolgt, sieht man, wie zuerst die Epithelblätter auseinanderweichen und einen mit einer Flüssigkeit oder weichen Substanz erfüllten Spaltraum hervortreten lassen, was namentlich in sehr ergiebiger Weise bei den Elasmobranchiern geschieht. In die Spalträume wandern hierauf einzelne amöboide Zellen, zackige Ausläufer vor sich hertreibend, vom Randkeim aus hinein. Die Einwanderung erfolgt gleichsam in einzelnen Etappen. Zuerst breiten sich die Wanderzellen zwischen Darmdrüsenblatt und visceralem Mittelblatt im hellen Fruchthof aus. Dann dringen sie, immer an der oberen Fläche des Darmdrüsenblattes hinziehend, in den embryonalen Körper selbst hinein. Hier trennt sich die Einwanderung in der Gegend der Ursegmente in verschiedene Züge. Ein Theil dringt in die Lücken um die Chorda hinein, andere umwachsen die Ursegmente, andere das Nervenrohr, und wieder andere breiten sich zwischen Hornblatt und parietalem Mittelblatt aus.

Mit den Wanderzellen sprossen fast gleichzeitig Gefässröhren von dem Gefässhof in den embryonalen Körper hinein. Der histologische Vorgang ist in seinen Einzelheiten wieder schwierig festzustellen, am besten aber noch im Bereich des hellen Fruchthofes zu überschauen.

Man beobachtet, dass von der Wand der bereits ausgehöhlten Gefässe solide, dünne Sprosse ausgehen, die von spindelförmigen Zellen gebildet werden und mit anderen sich durch Queräste zu einem Netzwerk verbinden. Die jüngsten und feinsten dieser Sprosse bestehen nur aus wenigen aneinandergereihten Zellen oder selbst nur aus einer einzigen, als Höcker dem Endothelrohr aufsitzenden Zelle, die sich in einen langen Protoplasmafaden auszieht. In die soliden Sprosse erstreckt sich hierauf von den bereits fertig gestellten Gefässen aus eine kleine Aussackung hinein, die sich allmählich verlängert und dabei zu einem Rohr ausweitet, dessen Wand von den auseinandergedrängten Zellen der Anlage hergestellt wird. Eine Blutkörperbildung findet hier wie auch im embryonalen Körper selbst nicht mehr statt. Alle Zellen der Sprosse werden zur Bildung der Gefässwand aufgebraucht. Indem aus den so entstandenen Gefässen wieder neue Sprosse entstehen und so fort, dringen die Gefässanlagen in den Lücken zwischen Darmdrüsen- und visceralem Mittelblatt endlich in den Embryo selbst ein.

Ein Punkt ist hier besonders aufzuklären. Bilden sich die soliden Gefässsprosse allein durch Wucherung der Wandzellen vorhandener Gefässe oder nehmen an ihrer Entstehung auch die Wanderzellen Theil, welche nach der Angabe verschiedener Forscher noch vor der Gefäss-

bildung von dem Keimwall aus in die Lücken zwischen den epithelialen Grenzblättern eingedrungen sind? Am leichtesten wird diese Frage bei den Selachiern zu entscheiden sein, bei denen die durch Faltung der Keimblätter entstandenen Anlagen frühzeitig durch weite Lücken von einander getrennt sind [1]).

Mit den Gefässen, die lange Zeit einfache Endothelröhren sind, muss wohl selbstverständlicher Weise auch der Endothelschlauch des Herzens den gleichen Ursprung haben. His lässt ihn denn auch aus Zellen abstammen, die vom Gefässhof in den Embryo eingewandert sind. Dieser Darstellung stehen aber die abweichenden Angaben von Götte, Rabl und Rückert gegenüber; welche das Herzendothel sich an Ort und Stelle aus einer Wucherung des inneren Keimblattes bilden lassen. Am bestimmtesten gibt Rückert von Pristiurus an, dass am Kopfdarm durch Wucherung des Darmdrüsenblatts ein ventralwärts vorspringender Knopf von rundkernigen Zellen entstehe und dass dieser sich zu Endothelzellen auflöse.

Man könnte diesen Befund, wie es auch geschehen ist, gegen die hier dargestellte Lehre eines besonderen Mesenchymkeims in's Feld führen. Mir scheint er im Gegentheil für dieselbe in doppelter Hinsicht zu sprechen. Erstens lehrt er, dass Herz- und Gefässendothel, wenn wir für beide einen gleichartigen Ursprung voraussetzen, mit dem am Urmund sich einfaltenden mittleren Keimblatt genetisch nicht zusammenhängen, zu welchem Schluss auch Rabl durch seine Beobachtung sogleich geführt worden ist. Zweitens ist der Vorgang, der sich bei der Herzentwicklung abspielt, doch im Wesentlichen derselbe, wie der im Gefässhof beschriebene; hier wie dort lösen sich vom inneren Keimblatt auf einem bestimmten Entwicklungsstadium Zellen entweder einzeln oder gruppenweise ab und gerathen in den Spaltraum zwischen den epithelialen Grenzblättern. Ein Unterschied besteht nur darin, dass das innere Keimblatt im Gefässhof mit Dottermaterial beladen und dementsprechend modificirt ist (Merocyten), während es sich am Kopfdarm aus gewöhnlichen Epithelzellen zusammensetzt. Auf diesen Unterschied möchte ich aber gerade die Erscheinung zurückführen, dass sich die Bildung von Bindesubstanz, Gefässen und Blut bei den meroblastischen Eiern hauptsächlich auf den Randbezirk der Embryonalanlage localisirt hat. Denn hier ist in Folge der Anwesenheit des Dotters die günstigste Bedingung für lebhafte Zellenwucherungen gegeben, und so erkläre ich es, warum der Mesenchymkeim hauptsächlich an dieser besonderen Stelle entsteht und von ihr aus in den Theil der Keimblätter, der den Embryonalkörper im engeren Sinne liefert, hineinwächst.

Schwer wiegender ist ein anderer Einwurf, dass laut zahlreichen Literaturangaben die Bindesubstanz, welche das Axenskelet liefert, vom Zellenmaterial der Ursegmente abstammt, eine Frage, die im zweiten Theil des Lehrbuchs noch näher erörtert werden wird. Sollte dies der Fall sein, so würde die Bindesubstanz nicht ausschliesslich durch Abspaltung von Zellen des inneren Keimblatts, sondern auch von Zellen der Ursegmente sich entwickeln, sie würde einen mehrfachen Ursprung haben, was ich in der

---

1) Paul Mayer giebt von diesem Object an, dass ihm ein Weiterwachsen der bereits an irgend einem Punkt des Embryo vorhandenen Gefässe nicht durch Theilung der Endothelzellen, sondern durch ein Hinzutreten vorher indifferenter Wanderzellen zu erfolgen scheine.

Coelomtheorie (p. 80) auch ursprünglich angenommen habe. Hiermit würde aber die hier vorgetragene Lehre vom Mesenchymkeim nicht beseitigt sein, sondern würde nur eine Erweiterung erfahren.

Auf den vorausgegangenen Blättern haben wir im Einzelnen darzustellen versucht, wie sich bei den Wirbelthieren das Material der Furchungszellen in die einzelnen Fundamental- oder Primitivorgane sondert. Als solche müssen wir das äussere und das innere Keimblatt, die beiden mittleren Keimblätter und das Mesenchym oder Zwischenblatt bezeichnen.

Um gleich von vornherein die Bedeutung und Aufgabe dieser Fundamentalorgane recht zu würdigen, wollen wir, einen Blick auf das Endresultat des Entwicklungsprocesses werfend, uns die Frage vorlegen, welche Organe und Gewebe aus den einzelnen Keimblättern und dem Mesenchym ihren Ursprung nehmen. Eine sichere Beantwortung dieser Frage ist möglich mit Ausnahme weniger Punkte, über welche die Angaben der verschiedenen Forscher noch widersprechende sind und welche daher mit einem Fragezeichen versehen werden sollen.

Aus dem äusseren Keimblatt gehen hervor: die Epidermis, die epidermoidalen Organe wie Haare und Nägel, die Epithelzellen der Hautdrüsen, das gesammte centrale Nervensystem mit den Spinalganglien, das periphere Nervensystem (?), das Epithel der Sinnesorgane (Auge, Ohr, Geruch), die Linse des Auges.

Das primäre innere Keimblatt sondert sich

1. in das secundäre innere Keimblatt oder Darmdrüsenblatt,
2. in die mittleren Keimblätter,
3. in die Chordaanlage,
4. in den Mesenchymkeim oder das Zwischenblatt.

Das Darmdrüsenblatt liefert die epitheliale Auskleidung des gesammten Darmcanals und seiner drüsigen Anhangsgebilde (Lunge, Leber, Pancreas), das Epithel der Harnblase, die Geschmacksknospen.

Die mittleren Keimblätter gehen sehr verschiedenartige Umbildungen ein, nachdem sie sich zuvor in Ursegmente und Seitenplatten abgesondert haben.

Von den Ursegmenten stammt die quergestreifte, willkürliche Muskulatur des Körpers ab.

Aus den Seitenplatten entsteht das Epithel der Pleuroperitonealhöhle; das Epithel von Eierstock und Hoden (Ureier, Samenmutterzellen, überhaupt die epithelialen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege, sowie der Niere und des Harnleiters.

Die Chordaanlage wird zur Chorda, die sich bei den höheren Wirbelthieren auf späteren Entwicklungsstadien bis auf geringfügige Reste zurückbildet.

Der Mesenchymkeim oder das Zwischenblatt erfährt, indem es sich im Körper zwischen den epithelialen Bestandtheilen als Zwischenmasse überall ausbreitet, sehr mannichfache Differenzirungen. Von ihm leite ich ab: die formenreiche Gruppe der Bindesubstanzen (Schleimgewebe, fibrilläres Bindegewebe, Knorpel, Knochen), Gefässe und Blut, die lymphoiden Organe, die glatte nicht willkürliche Muskulatur (?) der Gefässe, des Darmes und der verschiedensten anderen Organe.

Geschichte der Parablast- und Mesenchymtheorie.

Die älteren Forscher wie Remak fassten alle Embryonalzellen, welche zwischen die beiden primären Keimblätter eingeschoben sind, unter dem gemeinsamen Namen des mittleren Keimblattes zusammen und nahmen für dasselbe eine einheitliche Entstehung an. Dieser Auffassung trat His im Jahre 1868 in der Entwicklungsgeschichte des Hühnchens mit seiner „Parablasttheorie“ entgegen, in welcher er, hauptsächlich von histogenetischen Gesichtspunkten geleitet, zwei Anlagen verschiedenen Ursprungs unterschied, eine archiblastische und eine parablastische.

Als archiblastische Anlage bezeichnete er den im Embryonalkörper selbst gelegenen Theil des mittleren Keimblatts, den Axenstrang, die animale und vegetative Muskelplatte und liess sie durch Abspaltung von den primären Keimblättern und mithin in letzter Instanz von den embryonalen Furchungszellen abstammen.

Als Parablast benannte er eine periphere, ursprünglich ausserhalb des Embryos gelegene Anlage, welche die Quelle der sämmtlichen Bindesubstanzen, des Blutes und der Gefässendothelien ist und erst im Laufe der Entwicklung von aussen und zwar von dem dunklen Fruchthof her in den Körper zwischen die archiblastischen Gewebe hineinwächst.

Die von His befürwortete und in mehreren Schriften durchgeführte Sonderung des mittleren Keimblattes in einen Archiblast (Hauptkeim) und Parablast (Nebenkeim) fand ihrer Zeit keinen Anklang und stiess namentlich von Seiten Haeckel's auf entschiedene und erfolgreiche Opposition, weil die in der Lehre enthaltenen richtigen Gesichtspunkte durch eigenthümliche Vorstellungen über die Entstehung des Parablasts verdeckt und getrübt wurden. Der Parablast soll überhaupt nicht von der Eizelle, sondern vom weissen Dotter abstammen, einem Bildungsproduct der Granulosazellen, welche nach der älteren Lehre von His massenhaft in das primordiale Ei eindringen und zu den weissen Dotterzellen und den gelben Kugeln werden. Die Granulosazellen aber sollen wieder vom Bindegewebe der Mutter (Leukocyten) entstehen, daher sie denn nach ihrer Einwanderung in's Ei nur wieder Bindegewebe und Blut zu erzeugen im Stande sein sollen.

Zwischen Haupt- und Nebenkeim glaubte His einen fundamentalen Gegensatz annehmen zu müssen; nur der erstere soll, da er sich von Furchungszellen ableitet, den Einfluss der Befruchtung erfahren haben, während der letztere aus weissem Dotter (einem Abkömmling des mütterlichen Bindegewebes) hervorgegangen, „eine rein mütterliche Mitgift“ sei.

Dem Vorgang von His schloss sich Rauber in einer kurzen Mittheilung an, insofern er auch eine einheitliche Anlage für Blut- und Bindesubstanz, einen besonderen „Haemo-Desmoblast“ annahm, wich dagegen von ihm darin ab, dass er ihn von den Furchungszellen ableitete.

Auch ist hier Götte (1874) zu nennen, der sich das Blut aus Dotterzellen, die in Haufen kleiner Zellen zerfallen (Amphibien und Vögel), entwickeln lässt.

Von anderen Gesichtspunkten ausgehend und durch Beobachtungen an wirbellosen Thieren veranlasst, wurden mein Bruder und ich in unserer Coelomtheorie (1881) zu dem ähnlichen Ergebniss wie His geführt, dass man unter dem Worte mittleres Keimblatt bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst habe, und dass es nothwendig sei, an Stelle des alten unbestimmten zwei neue schärfere Begriffe, „mittleres

Keimblatt im engeren Sinne“ und „Mesenchymkeim“ einzuführen. Im Einzelnen aber gestaltete sich unsere Auffassung trotz vielfacher Berührungspunkte sehr verschieden von der His'schen Lehre.

Alle Anlagen des thierischen Körpers leiten sich von Embryonalzellen ab, die durch den Furchungsprocess aus der Eizelle hervorgegangen sind. Der Gegensatz zwischen mittlerem Keimblatt und Mesenchymkeim ist in einer anderen Richtung zu suchen, als es von His geschehen ist. Die mittleren Keimblätter sind Lagen von epithelial angeordneten Embryonalzellen, die durch einen Faltungsprocess aus dem inneren Keimblatt, wie dieses durch Faltung aus der Keimblase, entstehen (vergleiche den geschichtlichen Theil Capitel VII). Der Mesenchymkeim dagegen umfasst Zellen, die aus dem epithelialen Verbande des inneren Keimblattes gewissermaassen ausgeschieden sind und indem sie sich in dem Lückensystem zwischen den epithelialen Keimblättern einzeln ausbreiten, die Grundlage für Bindesubstanz und Blut abgeben.

Nach dem Erscheinen der Coelomtheorie trat His von Neuem in eine Erörterung seiner Parablasttheorie ein und modificirte dieselbe in seiner Schrift: Die Lehre vom Bindesubstanzkeim, insofern er kein Gewicht mehr darauf legt, ob die Bindesubstanzanlage aus dem gefurchten oder dem ungefurchten Keime abstammt.

Die von His und uns in verschiedener Weise begründete Theorie vom doppelten Ursprung des mittleren Keimblattes fand Widerspruch von Seiten Kölliker's, der an der älteren Auffassung festhielt, wurde aber sonst vielfach angenommen und weiter zu begründen, auch zu modificiren versucht durch Kupffer, Disse, Waldeyer, Kollmann, Heape etc., welche für die Existenz eines besonderen Bindesubstanzkeims eintraten.

Kupffer und seine Schüler lieferten wichtige Beobachtungen über das Vorkommen von Dotterkernen in einer bestimmten Zone der Embryonalanlage und über ihre Beziehungen zur Blutbildung bei Fischen und Reptilien.

Hoffmann und Rückert zeigten, dass die Dotterkerne nicht durch freie Kernbildung entstehen, sondern Abkömmlinge des Furchungskerns sind.

Disse untersuchte den Keimwall des Hühnereies.

Kollmann nannte die zwischen die Keimblätter auswandernden Zellen Poreuten und die ganze Anlage den Acroblast.

Waldeyer endlich suchte den Bindesubstanzkeim aus einem besonderen Theil des Furchungsmaterials, das er in einen Archiblast und Parablast zerlegt, herzuleiten.

Nach der Theorie von Waldeyer läuft die Furchung sämmtlicher Eier derjenigen Thiere, bei denen überhaupt eine Blut- und Bindesubstanz vorkommt, nicht in gleichmässiger Weise bis zu Ende ab, sondern man muss eine primäre und eine secundäre Furchung unterscheiden. „Die erstere zerlegt das Ei, soweit es überhaupt furchungsfähig ist, in eine Anzahl Zellen, welche reif zur Gewebebildung sind. Diese bilden dann die primären Keimblätter. Ein Rest von unreifen Furchungszellen (bei den holoblastischen Eiern) oder von Eiprotoplasma, welches noch nicht in Zellform übergeführt wurde (bei den meroblastischen), bleibt übrig. Weder diese unreifen Zellen, noch das nicht zu Zellen umgeformte Protoplasma treten für jetzt in den integrirenden Bestand der Keimblätter ein. An diesem Material vollzieht sich vielmehr erst später eine weitere Zellen-

bildung, die secundäre Furchung. Die unreifen, mit Nahrungsdotter überladenen Zellen der holoblastischen Eier theilen sich oder, wenn man will, „furchen" sich weiter, oder es schnüren sich von ihnen die protoplasmareichen Partien ab, während der Rest als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird, — die ungeformten Protoplasmareste (Keimfortsätze) der meroblastischen Eier werden in Zellen abgetheilt. Das so secundär gewonnene Zellenmaterial wandert zwischen die primären Keimblätter ein und wird zur Blut-Bindesubstanz."

Zusammenfassung.

1. Ausser den 4 Keimblättern, welche epitheliale Lamellen darstellen, entwickeln sich bei den Wirbelthieren noch besondere Keime für die Stützsubstanzen und das Blut, die Mesenchymkeime oder das Zwischenblatt.

2. Die Mesenchymkeime entstehen dadurch, dass Zellen aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter ausscheiden und als Wanderzellen in den Spaltraum zwischen den 4 Keimblättern (den Rest der ursprünglichen Furchungshöhle) eindringen und in ihm sich ausbreiten.

3. Keimblätter und Mesenchymkeime (Zwischenblatt) zeigen in der Art ihrer Entstehung einen Gegensatz, erstere entwickeln sich aus Faltungen der Keimblasenwand, letztere durch Absonderung oder Abspaltung von Zellen.

4. Bei Amphioxus, den Cyclostomen, Amphibien und Säugethieren lässt sich über die erste Entwicklung des Mesenchyms zur Zeit noch kein Urtheil abgeben.

5. Bei Fischen, Vögeln und Reptilien scheint die Entstehung des Zwischenblattes nur in einem beschränkten Zeitraum der Entwicklung und nur in einem bestimmten Bezirk des inneren Keimblattes ausserhalb der Embryonalanlage selbst, in einem Theil des dunklen Fruchthofes, stattzufinden und zwar folgendermaassen:

a) Am Rande des inneren Keimblattes, wo die Dotterkerne liegen (im Keimwall der Vögel), bilden sich unter lebhafter Theilung der letzteren zahlreiche kleine Embryonalzellen und spalten sich als besondere Schicht vom Mutterboden ab.

b) Vom Entstehungsort aus wächst das Zwischenblatt in dem Spaltraum zwischen Darmdrüsenblatt und visceralem Mittelblatt in den hellen Fruchthof und in den embryonalen Körper selbst hinein, alle Lücken zwischen den Sonderungsproducten der 4 Keimblätter ausfüllend.

c) Die Embryonalzellen des Zwischenblattes ordnen sich alsbald
   erstens zu einem Netzwerk von Strängen und
   zweitens zu den Substanzinseln an.

d) Aus den Zellsträngen entwickelt sich unter Absonderung von Blutflüssigkeit die Endothelwand der primitiven Blutgefässe und ihr zelliger Inhalt, die Blutkörperchen (Blutinseln).

e) Die Substanzinseln werden zu embryonaler Bindesubstanz.

f) Der Ort, an welchem zuerst im dunklen Fruchthof Blutgefässe und Bindesubstanz entstehen, grenzt sich nach aussen durch ein Ringgefäss, Sinus terminalis, scharf ab.

g) Da nach Entwicklung des Zwischenblattes das äussere und das innere Keimblatt sich über den Dotter weiter nach abwärts ausbreiten, wird der embryonale Körper von 3 Höfen umgeben:
erstens von dem hellen Fruchthof,
zweitens von dem durch den Ringsinus begrenzten Gefässhof und
drittens von dem mit dem Umwachsungsrand aufhörenden Dotterhof.

6. Die rothen Blutkörperchen aller Wirbelthiere besitzen in den frühesten Stadien der Entwicklung das Vermögen, sich durch Theilung zu vermehren. Die rothen Blutkörperchen der Säugethiere haben zu dieser Zeit einen Kern.

7. Die beifolgende Tabelle gibt einen Ueberblick über die embryonalen Fundamentalorgane und ihre weiteren Bildungsproducte:

I. Aeusseres Keimblatt.

Epidermis, Haare, Nägel, Epithel der Hautdrüsen, centrales Nervensystem, peripheres Nervensystem, Epithel der Sinnesorgane, die Linse.

II. Primäres inneres Keimblatt.

1. Darmdrüsenblatt oder secundäres inneres Keimblatt.
   Epithel des Darmcanals und seiner Drüsen, Epithel der Harnblase.
2. Die mittleren Keimblätter.

A. Ursegmente.

Quergestreifte, willkürliche Muskulatur des Körpers.

B. Seitenplatten.

Epithel der Pleuroperitonealhöhle, die Geschlechtszellen und epithelialen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege, Epithel der Niere und der Harnleiter.

3. Chordaanlage.
4. Mesenchymkeime oder Zwischenblatt.
   Gruppe der Bindesubstanzen, Gefässe und Blut, lymphoide Organe, glatte nicht willkürliche Muskulatur (?).

Literatur.

Afanasieff. *Ueber die Entwickelung der ersten Blutbahnen im Hühnerembryo. Wiener Sitzungsberichte. Bd.* 53. 1866.

Balfour. *The development of the bloodvessels of the chick. Quarterly Journal of microscopical Science* 1873.

Disse. *Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefässe im Hühnerei. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd.* 16. 1879.

Gasser. *Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe. Sitzungsberichte der naturw. Gesellschaft zu Marburg.* 1883.

Gensch. *Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XIX.* 1881.

Derselbe. Das secundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Inaugural-Dissertation. Königsberg 1882.

W. His. *Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Zeitschrift f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Anat. Abth.* 1876.

Derselbe. *Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1882.

Klein. *Das mittlere Keimblatt in seinen Beziehungen zur Entwicklung der ersten Blutgefässe und Blutkörperchen im Hühnerembryo. Wiener Sitzungsberichte. Bd.* 63. 1871.

A. Kölliker. *Ueber die Nichtexistenz eines embryonalen Bindegewebskeims (Parablast). Sitzungsberichte der phys. med. Gesellsch. zu Würzburg* 1884.

Derselbe. *Kollmann's Akroblast. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd.* 41.

J. Kollmann. *Der Randwulst u. der Ursprung der Stützsubstanz. W. His u. W. Braune. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1884.

Derselbe. *Ein Nachwort. Archiv f. Anatomie u. Physiol. Anat. Abth.* 1884.

Derselbe. *Der Mesoblast und die Entwicklung der Gewebe bei Wirbelthieren. Biologisches Centralblatt. Bd. III. Nr.* 24.

Derselbe. *Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1885.

Kupffer. *Ueber Laichen und Entwickelung des Ostseeherings. Jahresbericht der Comm. für wissensch. Untersuchung der deutschen Meere.* 1878.

Ray Lankester. *Connective and vasifactive tissues of the Leech. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. XX.* 1880.

P. Mayer. *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII.*

C. Rabl. *Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XII.* 1886.

Rauber. *Ueber den Ursprung des Blutes und der Bindesubstanzen. Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig.* 1877.

J. Rückert. *Ueber den Ursprung des Herzendothels. Anatom. Anzeiger. II. Jahrg. Nr.* 12. 1887.

Strahl. *Die Anlage des Gefässsystems in der Keimscheibe von Lacerta agilis. Marburger Sitzungsberichte.* 1883.

Derselbe. *Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechsen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLV.* 1887.

M. Waldeyer. *Archiblast u. Parablast. Archiv f. mikroskop. Anatomie.* 1883.

ZEHNTES CAPITEL.

Bildung der äusseren Körperform.

Nachdem wir in den vorausgegangenen Capiteln die Fundamentalorgane des Wirbelthierkörpers oder die Keimblätter und die ersten wichtigen Sonderungen derselben in Nervenrohr, Chorda, Urwirbel, sowie die Entstehung von Blut und Bindegewebe untersucht haben, wird unsere nächste Aufgabe sein, uns mit der Entwicklung der äusseren Körperformen und, was damit in unmittelbarem Zusammenhang steht, mit der Entwicklung embryonaler Anhangsgebilde bekannt zu machen.

Zwischen niederen und höheren Wirbelthieren herrscht in dieser Beziehung eine ganz ausserordentliche Verschiedenheit. Wenn der Embryo eines Amphioxus die ersten Entwicklungsprocesse durchgemacht hat, so streckt er sich in die Länge, spitzt sich an seinen beiden Enden zu und besitzt schon im Grossen und Ganzen die wurm- oder fischartige Gestalt des erwachsenen Thieres. Je mehr wir aber in der Wirbelthierreihe emporsteigen, um so unähnlicher werden die Embryonen, welche sich auf dem entsprechenden Ausbildungsstadium des Amphioxusembryo befinden, dem ausgebildeten Thiere und um so mehr nehmen sie sehr sonderbare und fremdartige Gestalten an, indem sie von eigenthümlichen Hüllen umschlossen und mit verschiedenen, später wieder schwindenden Anhängen versehen werden.

In erster Linie ist diese Verschiedenheit auf die mehr oder minder grosse Ansammlung von Nahrungsdotter zurückzuführen. Die Bedeutung desselben für den werdenden Organismus ist eine zweifache.

In physiologischer Hinsicht ist der Nahrungsdotter eine reiche Kraftquelle, welche es allein ermöglicht, dass sich die embryonalen Processe in ununterbrochener Folge abspielen, bis schliesslich ein schon relativ hoch organisirtes Wesen sein selbständiges Leben beginnt.

In morphologischer Hinsicht dagegen spielt der Dotter die Rolle eines Ballastes, welcher in die directe und freie Entwicklung derjenigen Organe, welche mit seiner Aufnahme und Verarbeitung betraut sind, hemmend und umgestaltend eingreift. So konnten wir schon gleich am Anfang der Entwicklung sehen, wie durch die Anwesenheit des Dotters der Furchungsprocess und die Bildung der Keimblätter verlangsamt, abgeändert und in gewisser Beziehung geradezu gestört wurden. So werden wir auch wieder im Folgenden zu zeigen haben, wie die normale Gestaltung des Darmcanals und des Leibes in Folge

der Anwesenheit des Dotters nur nach und nach und auf Umwegen erzielt werden kann.

In zweiter Linie wird bei den Wirbelthieren die grosse Verschiedenheit, welche uns die Embryonen darbieten, durch das Medium, in welchem sich die Eier entwickeln, hervorgerufen. Eier, welche, wie es bei den wasserbewohnenden Wirbelthieren geschieht, in das Wasser entleert werden, entwickeln sich in einer einfacheren und directeren Weise als Eier, die mit festen Schalen versehen an das Land abgelegt werden, oder als Eier, die in den Eileitern bis zur vollständigen Reife des Embryo eingeschlossen sind.

In den beiden letzteren Fällen wird der sich bildende Organismus erst auf bedeutenden Umwegen zu seinem Ziele geführt. Neben den bleibenden Organen entwickeln sich gleichzeitig auch solche, welche für das nachembryonale Leben keine Bedeutung haben, welche aber während des Eilebens theils dem zarten und weichen, leicht zu beschädigenden Körper zum Schutz, theils zur Athmung und theils zur Ernährung dienen. Diese werden am Ende des embryonalen Lebens entweder rückgebildet, oder als nutzlose und bedeutungslose Gebilde abgeworfen. Da sie aber aus dem Ei sich entwickeln, müssen sie auch füglich als zu dem werdenden Organismus unmittelbar hinzugehörig und als Embryonalorgane desselben aufgefaßt und in dieser Weise auch bei der Formbeschreibung behandelt werden.

Das umfangreiche Material, welches hier wieder zu bewältigen ist, will ich in zwei Theile gruppirt vorführen.

Im ersten Theil wollen wir untersuchen, wie der Embryo das ihm durch die Anwesenheit des Dotters gesetzte Hinderniss überwindet und eine dem definitiven Zustand entsprechende Form gewinnt.

Im zweiten und zugleich umfangreicheren Theil haben wir uns dann noch mit den embryonalen Hüllbildungen und Anhangsorganen, die verschiedenen Zwecken dienen, eingehender zu beschäftigen.

Die Ansammlung von Dottermaterial greift in den Gang der Entwicklung am wenigsten störend bei den Amphibien ein, so dass sie zwischen dem Amphioxus mit directer Entwicklung und den übrigen Wirbelthieren gleichsam in der Mitte stehen und zwischen ihnen einen Uebergang vermitteln. Der Dotter nimmt an dem Furchungsprocess mit Theil und findet sich nach Abschluss desselben seiner Hauptmasse nach in den grossen Dotterzellen angehäuft, welche bei der Keimblattbildung in die Urdarmhöhle mit aufgenommen werden und eine die letztere fast ganz ausfüllende Verdickung der ven-

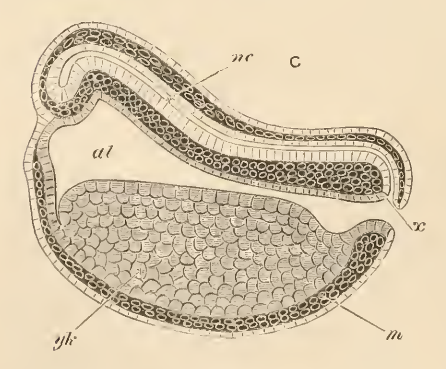


Fig. 98. Schematischer Längsschnitt durch einen Embryo des Frosches. (Nach Götte, aus Balfour.)

nc Nervenrohr; *x* Communication desselben mit Urmund und Darmcanal *al*; *yk* Dotterzellen; *m* mittleres Keimblatt. Der Einfachheit wegen ist das äussere Keimblatt nur als einreihige Zellschicht dargestellt.

tralen Wand darstellen; nach Abschnürung der Leibessäcke liegen sie in ähnlicher Weise in der ventralen Wand des eigentlichen Darmes (Fig. 98. *yk*). Hier werden sie theils aufgelöst und zum Wachsthum der übrigen Körpertheile verwandt, theils nehmen sie direct an der Bildung des Epithels der ventralen Darmwand Theil.

In Folge der Anwesenheit des grossen Haufens der Dotterzellen gewinnt der Amphibienembryo zu einer Zeit, wo die Amphioxuslarve schon langgestreckt und fischähnlich geworden ist, eine unförmliche Beschaffenheit. Der auf dem Gastrulastadium noch kugelige Körper wird später durch Streckung eiförmig. Darauf beginnen sich an den beiden Polen Kopf- und Schwanzende als kleine Höcker abzusetzen (Fig. 98). Der zwischen ihnen gelegene mittlere oder Rumpftheil wird an seiner dorsalen Fläche, in welcher Nervenrohr, Chorda und Urwirbel entwickelt sind, etwas eingekrümmt, so dass Kopf- und Schwanzhöcker durch eine concave Linie verbunden werden. Die ventrale Fläche der Rumpfgegend dagegen ist, da sie mit Dotterzellen angefüllt ist, in hohem Maasse aufgetrieben und bruchsackartig nach unten und seitlich hervorgewölbt.

Man nennt die zwischen Kopf- und Schwanzende gelegene ventrale Auftreibung des embryonalen Körpers den Dottersack. Genau genommen haben wir es aber, wie uns ein schematischer Querschnitt eines Fischembryo (Tafel I, Fig. 6 auf Seite 162) zeigt, mit einer doppelten Sackbildung zu thun.

Einmal ist das Darmrohr nach unten bruchsackartig ausgestülpt, und lässt sich dieser Theil daher als Darmdottersack bezeichnen. Seine Wand ist wie das Darmrohr aus drei Blättern zusammengesetzt:

1. aus dem Darmdrüsenblatt (*ik*), welches den Dotter einschliesst,
2. aus dem visceralen Mittelblatt oder dem Pleuroperitonealepithel (mk^2) und
3. aus dem Zwischenblatt, in welchem sich die Dottergefässe entwickelt haben, welche mit Eintritt der Blutcirculation das flüssig gewordene Nährmaterial aus dem Dottersack zu den Stellen des embryonalen Wachsthums fortzuleiten haben.

Die Erweiterung des Darmrohrs bedingt eine entsprechende Erweiterung der Bauchwand oder den Hautdottersack (Tafel I, Fig. 6), der ebenfalls aus 3 Blättern, der Epidermis (*ak*), dem parietalen Mittelblatt (mk^1) und der bindegewebigen Zwischensubstanz gebildet wird. Beide Säcke sind durch einen Spalt, die Fortsetzung der Leibeshöhle (*lh*), von einander getrennt.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung nimmt der Embryo eine immer mehr fischähnliche Gestalt an, indem das vordere und namentlich das hintere Ende stärker in die Länge wachsen. Die mittlere bruchsackartige Ausstülpung wird mit dem Verbrauch des Dottermaterials kleiner und schwindet schliesslich ganz, wobei ihre Wandungen in die ventrale Darm- und Bauchwand aufgenommen werden.

Die Störungen im normalen Verlauf der Entwicklung werden in demselben Maasse grösser, als der Dotter an Menge zunimmt, was bei den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel der Fall ist. Der Dotter zerfällt nicht mehr in einen Haufen von Dotterzellen, wie bei den Amphibien, sondern ist am Furchungsprocess nur in einem geringen Maasse betheiligt, insofern Kerne in die an den Keim angrenzende Dotterschicht hineingerathen und von Protoplasma umgeben sich durch Theilung

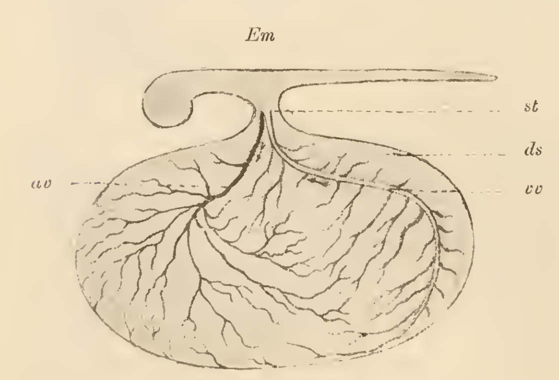
weiter vermehren. Die Gastrulaform ist bis zur Unkenntlichkeit abgeändert; nur ein kleiner Theil ihrer Rückenfläche besteht aus Zellen, die zu den 2 primären Keimblättern angeordnet sind, die ganze Bauchseite dagegen, an welcher sich bei den Amphibien die Dotterzellen vorfinden, aus ungefurchter Dottermasse.

So erhalten wir den eigenthümlichen Befund, dass sich bei den genannten Wirbelthieren der Embryo, wenn wir den Dotter als nicht zum Körper gehörig betrachten wollen, aus flach ausgebreiteten Blättern anstatt aus einer Becherform zu entwickeln scheint (Tafel I, Fig. 1, Seite 162).

Schon bei den Amphibien prägt sich in der Entwicklung ein scharfer Gegensatz zwischen Rücken- und Bauchfläche aus. An ersterer bilden sich zunächst allein alle wichtigen Organanlagen, das Nervensystem, die Chorda, die Urwirbel (Fig. 98), während an der Bauchseite nur wenige und geringfügige Veränderungen zu bemerken sind.

Dieser Gegensatz ist bei den meroblastischen Eiern durch die mächtige Ansammlung des Dotters noch erheblich verschärft. Die ersten am meisten in die Augen springenden Entwicklungsprocesse, Bildung von Nervenrohr, Chorda, Urwirbeln, spielen sich in einem ganz kleinen Theil der dorsalen Fläche der Eikugel ab, zu einer Zeit, wo ventralwärts nur ungetheilte Dottermasse liegt (Tafel I, Fig. 1). Man hat daher den ersteren als embryonalen Bezirk von dem übrigen oder dem ausserembryonalen Bezirk unterschieden, eine Unterscheidung, die nicht zu streng genommen werden darf, da ja selbstverständlicher Weise Alles, was aus der Eizelle hervorgeht, zum Embryo hinzugerechnet werden muss.

Die Sonderung in beide Bezirke erhält sich im weiteren Verlauf der Entwicklung und prägt sich noch schärfer aus (Fig. 99). Einzig und allein der embryonale Bezirk bildet dadurch, dass sich die flach ausgebreiteten Blätter zu Röhren zusammenlegen, den langgestreckten fischähnlichen Körper, welchen ursprünglich alle Wirbelthiere aufweisen; der ausserembryonale Bezirk dagegen wird zu einem mit Dotter gefüllten Sack (*ds*), welcher mit dem (unter Umständen verschwindend kleinen) Embryo (*Em*) wie ein ausserordentlich mächtiger Bruchsack, durch einen am Bauch befestigten Stiel (*st*), verbunden ist.



Es ist jetzt unsere Aufgabe, die hier stattfindenden Entwicklungsprocesse im Einzelnen genauer darzulegen: erstens die Umwandlung des flach ausgebreiteten Embryonalbezirks in den fischähnlichen embryonalen Körper und zweitens die Bildung des Dottersackes.

Bei der Darstellung wollen wir uns hauptsächlich an das Ei des Hühnchens

Fig. 99. **Aelterer Embryo eines Haifisches (Pristiurus)** nach Balfour.
Em Embryo; *ds* Dottersack; *st* Stiel des Dottersacks; *av* Arteria vitellina; *vv* Vena vitellina.

halten, wobei wir aber die Bildung der Eihäute einstweilen ausser Acht lassen wollen.

Der Körper des Hühnchens entwickelt sich durch Einfaltung der flach ausgebreiteten Blätter und Abschnürung der so entstehenden röhrenförmigen Gebilde vom hellen Fruchthof. Der Beginn des Faltungsprocesses macht sich bei Betrachtung der Keimscheibe von der Fläche durch einzelne Furchen, die Grenzrinnen von His, bemerkbar. Dieselben treten früher im vorderen als im hinteren Bereich der Embryonalanlage auf,

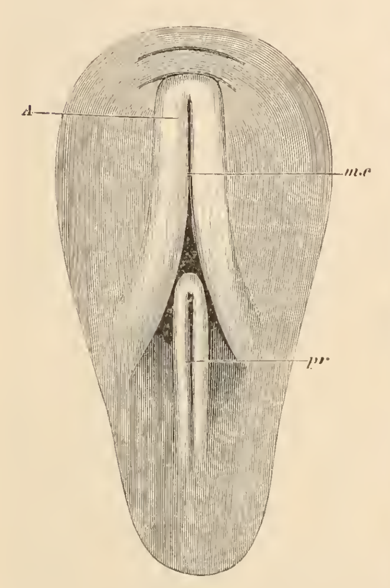


Fig. 100.

Fig. 100. Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs einer Keimhaut von 18 Stunden nach Balfour.

Vor der Primitivrinne (*pr*) liegt die Medullarfurche (*mc*), mit den Medullarwülsten (*A*). Diese gehen hinten auseinander und verstreichen beiderseits vor der Primitivrinne; vorn dagegen hängen sie zusammen und bilden einen Bogen hinter einer krummen Linie, welche die vordere Grenzlinie darstellt. Die zweite, vor der ersten gelegene und concentrisch mit ihr verlaufende gebogene Linie ist die Anlage der Amnionfalte.

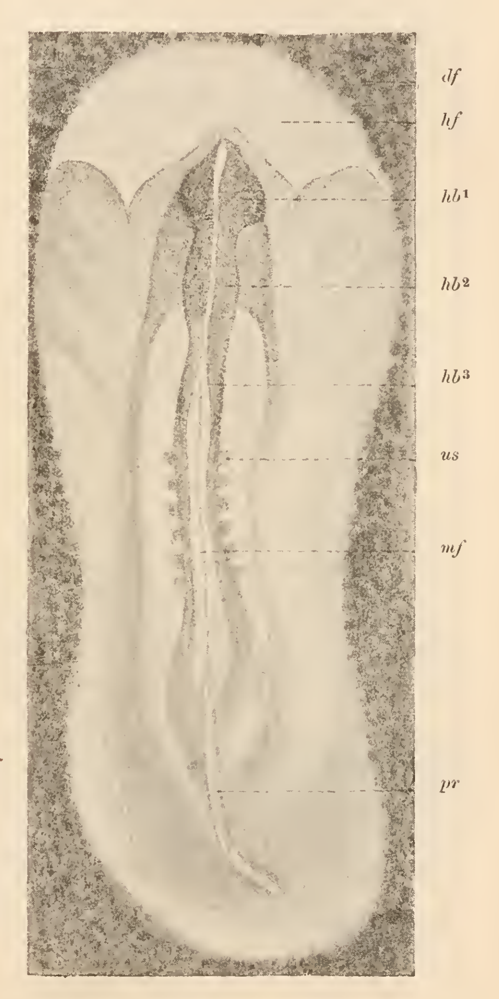


Fig. 101.

Fig. 101. Keimhaut des Hühnchens, 33 Stunden bebrütet. Nach M. Duval.

Man sieht den hellen Fruchthof *hf*, von einem Stück des dunklen Fruchthofes *df* umgeben. Die Anlage des Nervensystems ist vorn geschlossen und in die 3 Hirnblasen hb^1, hb^2, hb^3 gegliedert, nach hinten ist die Medullarfurche *mf* noch offen. Zu beiden Seiten derselben liegen 6 Ursegmente *us*. Das hintere Ende der Embryonalanlage nimmt der Primitivstreifen mit der Primitivrinne *pr* ein.

entsprechend dem schon früher erörterten Gesetz, nach welchem das vordere Körperende dem hinteren in der Entwicklung vorauseilt.

Zuerst umgrenzt sich der Theil der Embryonalanlage, welcher zum Kopf zu werden bestimmt ist, durch eine halbmondförmige Rinne (Fig. 100). Dieselbe ist beim Hühnchen schon am ersten Tag der Bebrütung angedeutet, zur Zeit, wo die erste Anlage des Nervensystems sichtbar wird, und liegt unmittelbar vor der Umbiegung der Medullarwülste. Ihre Concavität ist nach hinten gerichtet.

Auf einem späteren Stadium ist der embryonale Körper auch seitwärts abgegrenzt. Bei dem in Figur 101 von der Fläche gesehenen Embryo, bei welchem das Nervenrohr schon zum Theil geschlossen und in drei Hirnblasen gegliedert ist und bei welchem 6 Paar Urwirbel angelegt sind, nimmt man in einiger Entfernung von diesen zwei dunklere Streifen wahr, die beiden seitlichen Grenzrinnen. Sie verlieren von vorn nach hinten an Deutlichkeit und verstreichen ganz am Ende der Primitivrinne.

Zuletzt markirt sich auch das Schwanzende des Embryo durch die hintere Grenzrinne, welche wie die vordere halbmondförmig, aber mit ihrer Concavität nach dem Kopf zu gerichtet ist.

Auf diese Weise ist ein kleiner Theil der Keimblätter, der allein für die Bildung des bleibenden Körpers beansprucht wird, durch einen rings geschlossenen Grenzgraben vom ausserembryonalen, viel umfangreicheren Bezirk getrennt, der zur Bildung vergänglicher Organe, wie des Dottersacks und der Eihäute, dient.

Die Grenzrinnen sind dadurch entstanden, dass sich das äussere Keimblatt und das parietale Mittelblatt, welche man zusammen auch als Körperseitenplatte bezeichnet, eingefaltet haben, und zwar so, dass die Firste der ursprünglich kleinen Falte nach abwärts gegen den Dotter zu gerichtet ist (Taf. I Fig. 8, *sf*). Der von den beiden Faltenblättern eingeschlossene Hohlraum ist die Grenzrinne (*gr*). Wie wir nun an letzterer mehrere Abschnitte unterschieden haben, die sich zu verschiedenen Zeiten nach einander entwickeln, so werden wir ein Gleiches auch mit den ihnen entsprechenden Falten thun müssen und sprechen wir von einer Kopf-, einer Schwanzfalte und den zwei Seitenfalten.

Zuerst tritt, schon am ersten und deutlicher am zweiten Tage der Bebrütung, die Kopffalte auf. Durch sie wird das Kopfende der Embryonalanlage gebildet und vom ausserembryonalen Theil der Keimblätter gesondert. Im Moment ihrer Entstehung ist sie direct nach abwärts gegen den Dotter gewandt; je mehr sie sich aber vergrössert, wodurch die vordere Grenzrinne zu einer Grube vertieft wird, um so mehr wendet sie sich mit ihrer Firste nach rückwärts.

Zur Veranschaulichung dieses Processes mögen zwei schematische Längsschnitte dienen, von denen der eine in Figur 102, der andere auf Tafel I Figur 11 dargestellt ist.

In Figur 102 ist durch Bildung der Falte *FSO* ein kleiner, über die sonst glatt ausgebreiteten Keimblätter hervorstehender Höcker entstanden, der das vorderste Ende des Nervenrohres (*NC*) und des gleichzeitig in Bildung begriffenen Darmrohrs (*D*) einschliesst. Das obere Blatt der Falte liefert dadurch, dass es sich nach rückwärts wendet, die ventrale Wand des Kopfhöckers, das untere Blatt stellt den Boden der Grenzrinne her.

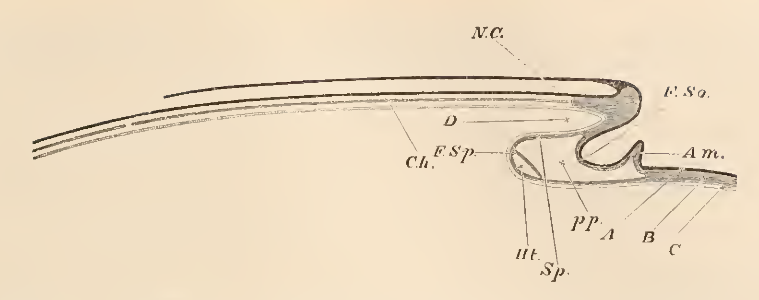


Fig. 102. Schematischer Längsschnitt durch die Axe eines Vogelembryo, nach BALFOUR.

Der Schnitt stellt den Zustand dar, wo die Kopffalte bereits angelegt ist, die Schwanzfalte aber noch fehlt.

F.So Kopffalte der Rumpfplatte; *F.Sp* Kopffalte der Darmplatte, bei *Sp* die untere Wand des Vorderdarms bildend; *D* Kopfdarmhöhle; *pp* Leibeshöhle; *Am* Anlage der vorderen Amnionfalte; *N.C* Nervenrohr; *Ch* Chorda; *A*, *B*, *C* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt, überall durch verschiedene Schattirung ausgezeichnet; *Ht* Herz.

In der zweiten Figur, in welcher ein schematischer Längsschnitt durch eine ältere Embryonalanlage abgebildet ist, hat sich die Kopffalte (*kf*) noch weiter nach rückwärts vergrössert. Hierdurch ist der Kopf länger geworden, indem seine untere Fläche einen Zuwachs in Folge des fortschreitenden Faltungsprocesses empfangen hat.

Wer sich den für das Verständniss der thierischen Formbildung wichtigen Vorgang noch klarer und verständlicher machen will, thue dies mit Hülfe eines leicht herzustellenden Modells. Er breite über den Rücken seiner auf einem Tisch ausgestreckten linken Hand ein Tuch, welches die Keimhaut darstellen soll, flach aus, dann falte er mit der rechten Hand das Tuch ein, indem er es um die Spitzen der linken Finger ein wenig nach unten herumschlägt. Die künstlich gebildete Falte entspricht der oben beschriebenen Kopffalte. Die Fingerspitzen, welche durch den Umschlag des Tuches eine untere Bedeckung empfangen haben und nach aussen über das sonst glatt ausgebreitete Tuch hervorstehen, sind dem Kopfhöcker zu vergleichen. Ferner können wir uns das Rückwärtswachsen der Kopffalte veranschaulichen, dadurch dass wir das Tuch noch weiter über die untere Fläche der Finger nach der Handwurzel zu einstülpen.

In derselben Weise wie das vordere entwickelt sich das hintere Ende des Embryo, nur einige Zeit später (man vergleiche Figur 11 auf Tafel I). Es legt sich die Schwanzfalte der hinteren Grenzrinne (*gr*) entsprechend an und wendet sich mit ihrer Firste nach vorn, so dass sie der Kopffalte entgegenwächst.

Wo bei der Flächenbetrachtung der Keimhaut die seitlichen Grenzrinnen zu sehen sind (Fig. 101), nimmt man auf Querschnitten die Seitenfalten wahr (Tafel I Fig. 8 *sf*). Sie wachsen Anfangs direct von oben nach abwärts, wodurch die Seitenwand des Rumpfes zu Stande kommt. Später legen sie sich mit ihren Firsten etwas nach der Medianebene um (Tafel I Fig. 9 *sf*), rücken dadurch auf einander zu und schliessen sich auf diese Weise nach und nach zu einer Röhre. (Tafel I Fig. 10). Durch ihren Umschlag erhält der Rumpf seine ventrale Wand.

Um Missverständnisse zu vermeiden, sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass Kopf, Schwanz und Seitenfalten nur am Anfang ihrer

Entstehung etwas von einander gesondert sind, wenn sie aber deutlicher ausgeprägt sind, alle ineinander übergehen und so nur Theile einer einzigen Falte sind, welche die Embryonalanlage ringsum einschliesst.

Indem die einzelnen Theile dieser Falte sich vergrössern, wachsen sie mit ihren Firsten von vorn nach hinten, von links und rechts einander entgegen und nähern sich schliesslich in einem kleinen Bezirk, welcher etwa der Mitte der embryonalen Bauchfläche entspricht und an dem Querschnittsbild durch diese Gegend (Tafel I Fig. 10) durch eine ringförmige Linie (*hn*) bezeichnet ist. Es kommt so ein kleiner röhrenförmiger Körper zu Stande (Tafel I, Fig. 3), welcher dem ausserembryonalen Bezirk der Keimhaut von oben aufliegt und mit ihm durch einen hohlen Stiel (*hn*) verbunden ist. Der Stiel bezeichnet die Stelle, an welcher die von allen Seiten aufeinander zu wachsenden Faltenränder zusammengetroffen sind, aber eine vollständige Abschnürung des embryonalen vom ausserembryonalen Bezirk unterblieben ist.

Auch diese Verhältnisse können wir uns veranschaulichen, wenn wir in dem oben besprochenen Modell das um die Fingerspitzen herumgeschlagene Tuch auch noch um die Seitenränder der Hand und um die Handwurzel herumfalten und die so künstlich hervorgerufene Ringfalte bis zur Mitte des Handtellers vorschieben. Dann stellt das Tuch rings um die Hand eine röhrenartige Scheide dar, die an einer Stelle durch einen Verbindungsstrang mit dem glatt ausgebreiteten Reste des Tuches zusammenhängt.

Ein ähnlicher Vorgang, wie der äusserlich sichtbare, eben beschriebene Faltungsprocess, durch welchen die Seiten- und die Bauchwand des Körpers aus der blattförmigen Anlage gebildet wird, spielt sich gleichzeitig im Inneren des Embryo an der Darmplatte ab. An ihr entwickeln sich wie an der Hautplatte, eine vordere, eine hintere und zwei seitliche Darmfalten.

Zuerst faltet sich zur Zeit, wo der Kopf sich sondert (Fig. 102), auch die diesem Abschnitt entsprechende Darmplatte (*F. Sp*) zu einer Röhre, der sogenannten Kopfdarmhöhle (*D*), zusammen.

Derselbe Vorgang wiederholt sich am dritten Tage der Bebrütung am hinteren Ende der Embryonalanlage, an welchem mit dem Sichtbarwerden des Schwanztheils (Taf. I Fig. 11) in diesem aus der Darmplatte die Beckendarmhöhle angelegt wird.

Beide Darmtheile sind ursprünglich nach aussen oder nach der Körperoberfläche zu blind geschlossen. Am Kopf fehlt noch eine Mundöffnung, am hinteren Leibesende ein After. Wenn man dagegen den Fruchthof mit dem in Ausbildung begriffenen Embryo vom Dotter abhebt und von der unteren Seite her betrachtet, so zeigen der vordere und der hintere Abschnitt des Darmkanals eine Oeffnung (*vdpf* und *hdpf*), durch welche man von der Dotterseite her in die nach aussen abgeschlossenen Höhlen hineinsehen kann. Die eine Oeffnung wird als die vordere, die andere als die hintere Darmpforte oder der hintere Darmeingang bezeichnet (Taf. I Fig. 11 *vdpf* u. *hdpf*).

Zwischen beiden Pforten bleibt noch längere Zeit der mittlere Abschnitt des Darmcanales als blattförmige Anlage bestehen. Indem dieselbe sich dann etwas nach abwärts einbiegt (Tafel I Fig. 9 u. Fig. 2), entsteht unter der Chorda dorsalis eine Darmrinne (*dr*), die zwischen Kopf- und Beckendarmhöhle liegt. Durch stärkeres Hervortreten der seitlichen Darmfalten (*df*) wird die Rinne immer tiefer und wird end-

lich dadurch, dass die Faltenränder sich von vorn, von hinten und von beiden Seiten nähern, in derselben Weise wie die Leibeswand zum Rohr geschlossen.

Nur an einer kleinen Stelle, welche in Tafel I Fig. 3 und Fig. 10 durch die ringförmige Linie *dn* bezeichnet ist, wird der Faltungs- und Abschnürungsprocess nicht zu Ende geführt und bleibt hier das Darmrohr wieder mit dem ausserembryonalen Theil der Darmplatte, welcher den Dotter einschliesst, durch einen hohlen Stiel in Verbindung.

Der an Ausdehnung überwiegende Theil der Keimblätter, welcher zur Herstellung des Embryo nicht benutzt wird, liefert bei den Reptilien und Vögeln den Dottersack und einige Eihüllen. Auf die Entwickelung derselben werde ich im nächsten Capitel zu sprechen kommen.

Einfacher gestaltet sich das Schicksal des ausserembryonalen Bezirks der Keimhaut bei den Fischen, da aus ihm nur ein Sack zur Aufnahme des Dotters hervorgeht.

Die Figur 103 zeigt uns den Embryo (*Em*) eines Selachiers, der durch Einfaltung eines kleinen Bezirks der Keimblätter in der für das Hühnchen beschriebenen Weise entstanden ist. Der übrige Theil des Eies ist ein grosser Dottersack (*ds*) geworden, der mit der Mitte des embryonalen Bauches durch einen längeren Stiel verbunden ist. Wenn wir die ganze Bildung mit wenigen Worten anatomisch characterisiren wollen, so können wir uns etwa so ausdrücken:

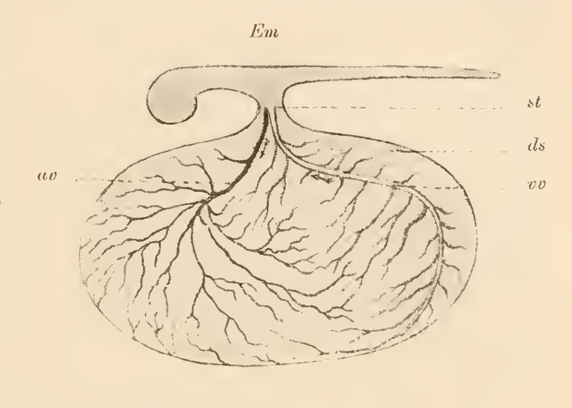


Fig. 103. Aelterer Embryo eines Hai's (Pristiurus), nach BALFOUR.
Em Embryo; *ds* Dottersack; *st* Stiel des Dottersacks; *av* Arteria vitellina; *vv* Vena vitellina.

Wir haben vor uns, wie die schematische Figur 7 auf Tafel I veranschaulicht, einen embryonalen Körper, der, abgesehen von den schon früher beschriebenen Organen (Nervenrohr, Chorda, Urwirbel), aus zwei ineinander gesteckten, durch einen Hohlraum, die Leibeshöhle, getrennten Röhren, dem Leibesrohr und dem Darmrohr, besteht. Von diesen hängt ein jedes durch zwei enge, gleichfalls ineinander gesteckte Röhren, durch den Hautstiel (*st*) und durch den Darmstiel (*dn*) oder Dottergang (Ductus vitello-intestinalis), mit zwei bruchsackartigen Anhangsgebilden, dem Hautdottersack (*hs*) und dem Darmdottersack (*ds*), zusammen. Die Ansatzstelle des Hautstiels in der Mitte der embryonalen Bauchfläche heisst der Hautnabel (*hn*), die entsprechende Ansatzstelle des Darmstiels am Darm der Darmnabel (*dn*). Am Hautnabel ist die embryonale Leibeshöhle (*lh'*) geöffnet und setzt sich in einen ausserhalb zwischen Haut- und Darmstiel, sowie zwischen Haut- und Darmdottersack gelegenen Spaltraum fort, für welche der Name „ausserembryonale Leibeshöhle (lh^2)" (Höhle des Blastoderms, KÖLLIKER) am besten passen würde.

Von hier zeigen uns die Teleostier (Tafel I Fig. 6) Uebergänge zu

einem Zustande, in welchem der Dottersack wie bei den Amphibien sich vom Mitteldarm nicht durch einen Stiel absetzt, sondern nur eine weite Ausbuchtung desselben und der Bauchwand darstellt.

Was ist das schliessliche Schicksal dieser Bildungen bei den Fischen? Dasselbe wie bei den Amphibien. Sie werden selbst in dem extremen Fall wie bei den Elasmobranchiern noch zur Bildung der Darm- und Leibeswandungen benutzt. Der Dottersack schrumpft, je mehr sein Inhalt verflüssigt und aufgesaugt wird. Der Darmdottersack wird dann, wenn er ganz klein geworden ist, in die Leibeshöhle eingezogen und dient endlich zum Verschluss des Darmnabels, ebenso wie der Hautdottersack bei seinem Schwund den Hautnabel zuschliesst. Es kommt bei den niederen Wirbelthieren noch nicht zu einer Abstossung embryonaler Theile.

Zusammenfassung.

1) Bei Wirbelthieren, deren Eier wenig Dotter enthalten, nimmt der Embryo nach Ausbildung der Keimblätter eine gestreckte, wurmähnliche Gestalt an.

2) In dotterreichen Eiern liefert nur ein kleiner Bezirk der Keimblätter (die Embryonalanlage) den Wirbelthierkörper; der weitaus grössere ausserembryonale Bezirk wird zur Bildung eines Dottersacks, sowie von Eihüllen (letzteres nur bei Reptilien und Vögeln) verwandt.

3) Die einzelnen Blätter der Embryonalanlage schnüren sich vom ausserembryonalen Bezirk ab und falten sich hierbei zu Röhren ein, die Rumpfplatte zur röhrenförmigen Rumpfwand, die Darmplatte zum Darmrohr, (Kopffalte, Schwanzfalte, Seitenfalten).

4) Mit den beiden Röhren bleibt der ausserembryonale Bezirk der Keimblätter durch stielartige Verbindungen in Zusammenhang.

5) Bei Fischen wird der ausserembryonale Bezirk der Keimblätter zum Dottersack, der aus zwei durch eine Fortsetzung der embryonalen Leibeshöhle getrennten Säcken, dem Darm- und dem Hautdottersack, zusammengesetzt ist.

6) Die Stelle, an welcher sich der Hautdottersack mit einer stielartigen Verlängerung an die embryonale Bauchwand ansetzt, heisst der Hautnabel, die entsprechende Ansatzstelle des Darmdottersacks in der Mitte des Darmrohrs der Darmnabel.

7) Bei Reptilien und Vögeln entstehen aus dem embryonalen Bezirk, abgesehen vom Dottersack, noch mehrere die Entwicklung complicirende Eihüllen.

ELFTES CAPITEL.

Die Eihüllen der Reptilien und Vögel.

Wie schon hervorgehoben wurde, wird der Entwicklungsgang bei allen Thieren, welche ihre Eier nicht in das Wasser ablegen, bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren, ausserordentlich complicirt durch das Auftreten besonderer Eihüllen. Dieselben sind bei Reptilien und Vögeln, die nahezu übereinstimmende Verhältnisse aufweisen, und mit deren Untersuchung wir zunächst beginnen wollen, noch einfacher beschaffen als bei den Säugethieren. Bei ihnen gesellen sich zum Dottersack, in dessen Besitz sie mit den Amphibien und Fischen übereinstimmen, noch drei weitere embryonale Anhangsgebilde hinzu, das Schafhäutchen oder Amnion, die seröse Hülle und der Harnsack oder die Allantois. Sie entstehen zum Theil schon in der Zeit, in der sich der embryonale Körper durch das Einfalten der Blätter in Röhren umwandelt und sich dabei vom Dottersack abschnürt.

Unserer Darstellung soll wieder das Hühnchen zur Grundlage dienen.

1. Das Amnion, seröse Hülle und Dottersack.

Das Amnion ist eine Bildung, deren Auftreten sich ausserordentlich früh beim Hühnchen bemerkbar macht. Zur Zeit, wo man am vorderen Ende der Embryonalanlage (Fig. 104) die halbkreisförmige Kopffalte wahrnimmt, durch deren Wachsthum der Kopf des Embryo sich sondert, ist auch bereits in geringer Entfernung vor ihr eine zweite parallel verlaufende Falte vorhanden. Es ist die vordere Amnionfalte, ein Pro-

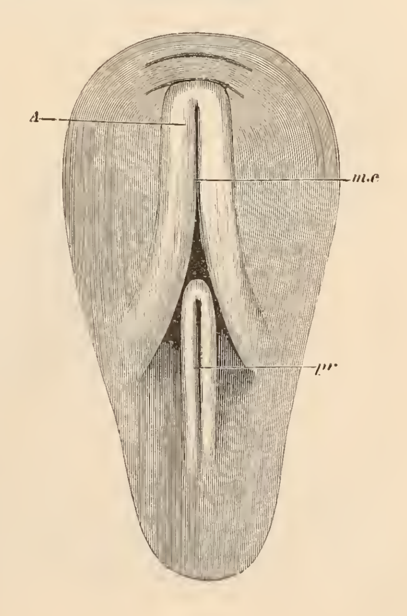


Fig. 104. Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs einer Keimhaut des Hühnchens von 18 Stunden, nach BALFOUR.

Vor der Primitivrinne *pr* liegt die Medullarfurche, umgrenzt von den Medullarwülsten. Dicht vor diesen sieht man eine krumme Linie, die Kopffalte, und vor ihr eine zweite, concentrisch mit ihr verlaufende, gebogene Linie, die vordere Amnionfalte.

duct des ausserembryonalen Theiles des Hornblattes und des mit ihm vereinigten parietalen Mittelblattes.

Die Richtung der beiden, nahe bei einander gelegenen Einfaltungen ist eine entgegengesetzte (Fig. 105). Während die Kopffalte (*F. So*)

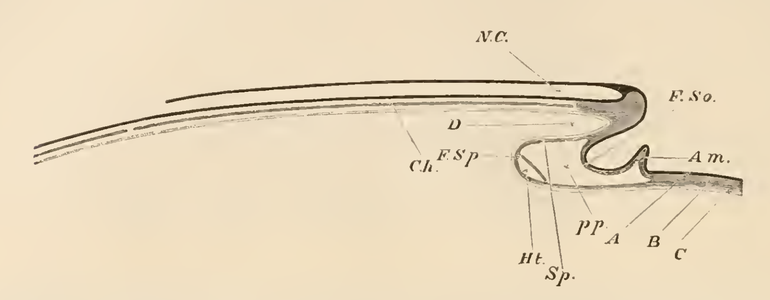


Fig. 105. Schematischer Längsschnitt durch die Axe eines Vogelembryo, nach Balfour.

Der Schnitt stellt den Zustand dar, wo die Kopffalte bereits angelegt ist, die Schwanzfalte aber noch fehlt.

F.So Kopffalte der Rumpfplatte; *F.Sp* Kopffalte der Darmplatte, bei *Sp* die untere Wand des Vorderdarms bildend. Die übrigen Bezeichnungen siehe Figur 102, Seite 153.

mit ihrer Firste nach dem Dotter vordringt, erhebt sich, durch die Grenzrinne von ihr getrennt, die vordere Amnionfalte (*Am*) nach aussen über das Niveau der Keimhaut. In der Zeit, wo der Kopf gebildet wird, vergrössert sie sich ziemlich rasch (Tafel I Fig. 11 *vaf*) und wächst, indem sie sich mit ihrer Firste nach rückwärts umlegt, capuzenartig über den Kopf herüber. Schon am Ende des zweiten Brüttages bedeckt sie den vordersten Theil desselben wie ein dünner, durchsichtiger Schleier und wird daher als Kopfscheide bezeichnet.

In ähnlicher Weise, aber auf einem etwas späteren Stadium, entwickeln sich am Schwanzende und zu beiden Seiten des Embryo die hintere und die seitlichen Amnionfalten. Die hintere Falte ist zur Zeit, wo der Kopf schon von dem schleierartigen Häutchen überzogen ist, noch sehr unscheinbar (Taf. I, Fig. 11 *haf*), sie vergrössert sich langsam und legt sich hierbei über das hintere Körperende als Schwanzscheide herüber (Fig. 106, *am*).

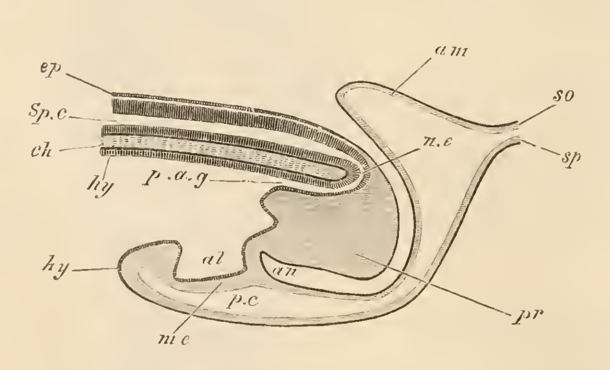


Fig. 106. Schematischer Längsdurchschnitt durch das Hinterende eines Hühnerembryo zur Zeit der Bildung der Allantois, nach Balfour.

ep, *hy*, *me* Aeusseres, inneres, mittleres Keimblatt; *ch* Chorda; *Sp.c* Nervenrohr; *n.c* Canalis neurentericus; *p.a.g* postanaler Darm; *pr* letzter Rest des Primitivstreifs, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist; *al* Allantois; *an* die Stelle, wo der After entstehen wird; *p.c* Leibeshöhle; *am* Amnion; *so* Rumpfplatte; *sp* Darmplatte.

Die seitlichen Amnionfalten erheben sich nach aussen von den seitlichen Grenzrinnen (Fig. 107, *om*) in entgegengesetzter Richtung als die Seitenfalten, durch deren Umschlag die Seiten- und Bauchwand des Embryo ihren Ursprung nimmt. Sie entfernen sich dadurch mit ihrer Firste mehr und mehr von der Darmplatte (*sp*), die auf dem

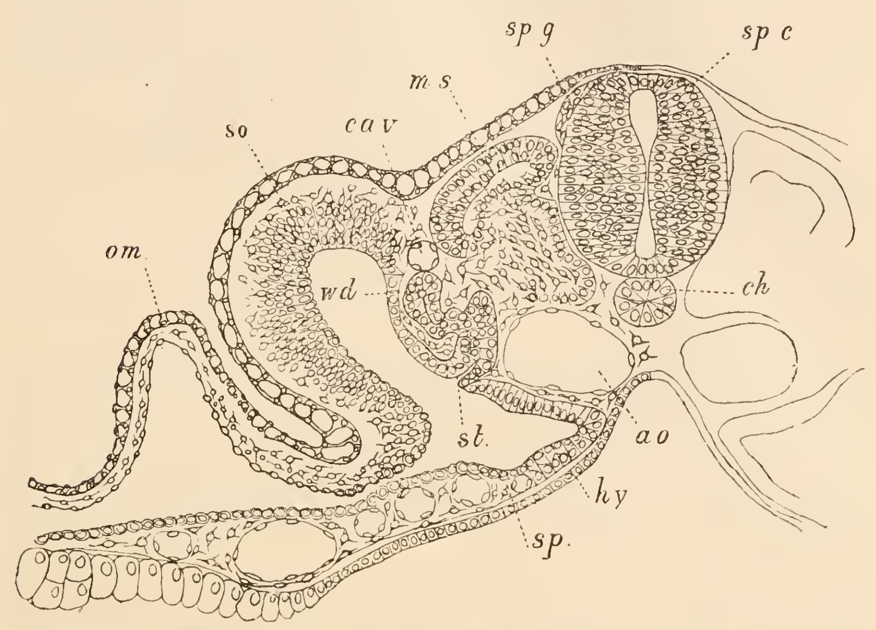


Fig. 107. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr 24 Ursegmenten, nach BALFOUR.

am Amnion; *so* Rumpfplatte; *sp* Darmplatte; *wd* Wolff'scher Gang; *st* Segmentalcanal; *ca.v* Cardinalvene; *ms* Muskelplatte; *sp.g* Spinalganglion; *sp.c* Rückenmark; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *hy* Darmdrüsenblatt.

Dotter flach ausgebreitet liegen bleibt. Hierdurch nimmt der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle oder die Höhle des Blastoderm (KÖLLIKER) in der Umgebung des Embryo an Ausdehnung zu. Wenn die seitlichen Amnionfalten bis zur Rückenfläche des Embryo emporgewachsen sind (Taf I, Fig. 9, *saf*), beginnen sie sich über dieselbe mit ihren Rändern medianwärts herumzuschlagen und die sogenannten Seitenscheiden zu bilden.

Da die mit besonderen Namen belegten Falten des Amnion, wenn sie sich in voller Entwicklung befinden, in einander übergehen und nur Abschnitte einer einheitlichen Ringfalte sind, wird schliesslich der Embryo ringsum wie von einem hohen Wall umschlossen. Bei weiterer Vergrösserung neigen dann die Amnionscheiden von vorn und hinten, von links und rechts über dem Rücken des Embryo zusammen (Taf. I, Fig. 2. 3 und 10, *af, vaf, haf*), treffen sich mit ihren Rändern in der Medianebene und verwachsen dort untereinander längs einer Linie, der Amnionnaht, die sich von vorn nach rückwärts schliesst (Taf I, Fig. 10). Nur an einer kleinen Stelle nahe dem Schwanzende unterbleibt längere Zeit der Verschluss und erhält sich eine kleine Oeffnung.

Die Verwachsung der Amnionfalten erfolgt genau in derselben

Weise wie die auf Seite 60 beschriebene Verwachsung der Medullarfalten. Jede Falte (Taf. I, Fig. 3 und Fig. 10) besteht aus 2 Blättern, einem inneren und einem äusseren, die am Umschlagsrande in einander übergehen und durch einen Spalt getrennt werden, welcher ein Theil der ausserembryonalen Leibeshöhle ist. In der Amnionnaht verschmelzen die entsprechenden Faltenblätter beider Seiten und gleichzeitig geht damit Hand in Hand eine Lostrennung der inneren von den äusseren Blättern (Taf. I, Fig. 4). Ueber dem Rücken des Embryo sind in Folge dessen jetzt zwei Hüllen, eine innere und eine äussere, das Amnion (*A*) und die seröse Hülle (*S*) entstanden.

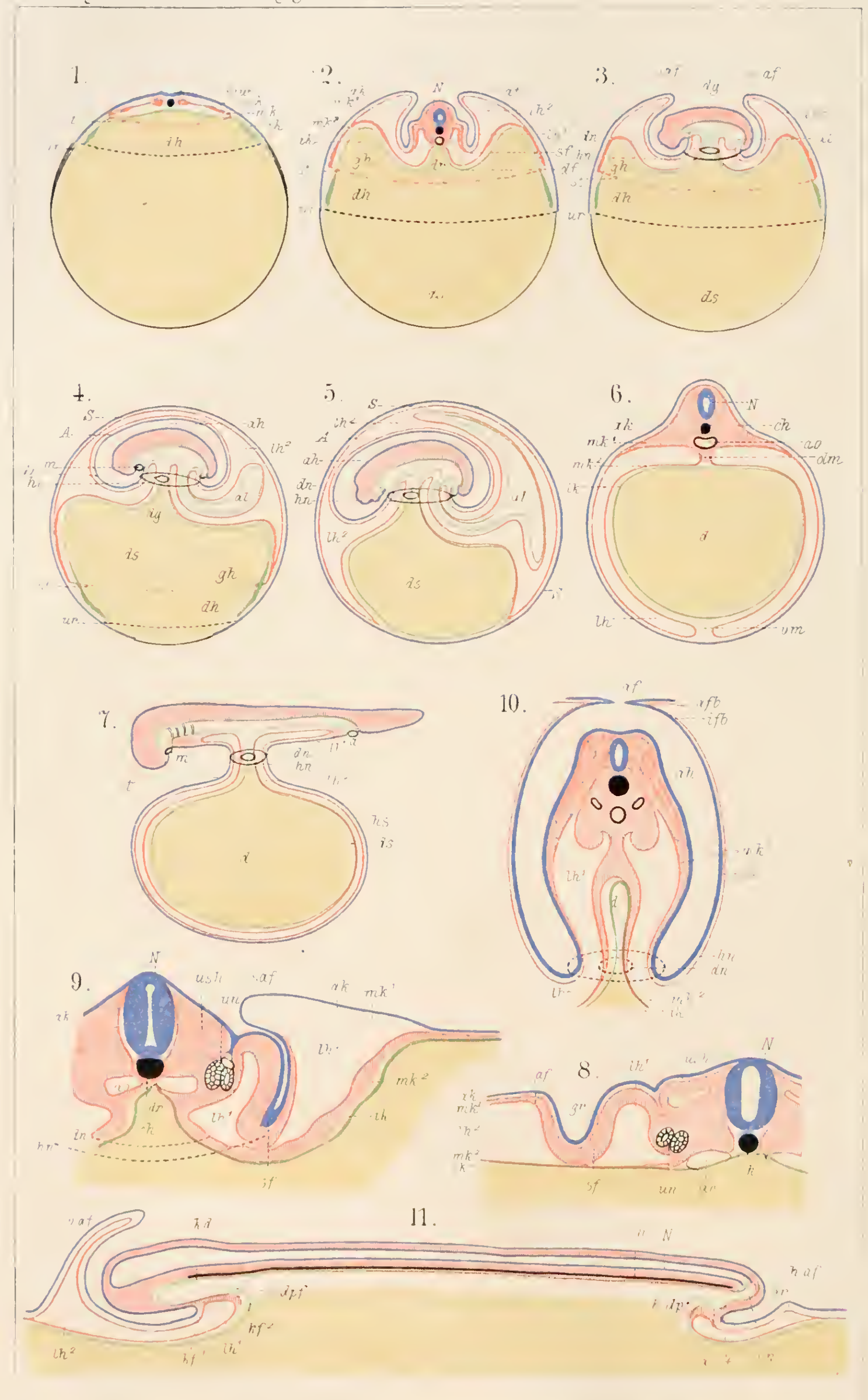
Das Amnion ist ein Product der inneren Faltenblätter (Taf. I, Fig. 10, *ifb*). Es bildet um den Embryo in der ersten Zeit nach seiner Entstehung einen dicht anliegenden Sack, der nur eine sehr kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Amnionhöhle einschliesst.

Die seröse Hülle die sich von den äusseren Faltenblättern (*afb* Taf. I, Fig. 10) herleitet, liegt dem Amnionsack als ein sehr zartes und durchsichtiges Häutchen dicht an und schliesst ihn noch einmal von aussen ein.

Wenn wir jetzt einen Rückblick auf die im vorigen Capitel beschriebenen Verhältnisse thun und die Entwicklung der Fische mit der Entwicklung der Reptilien und Vögel vergleichen, so ist bei letzteren eine bedeutende Complication eingetreten. Während bei den Fischen der ausserembryonale Bezirk der Rumpfblätter nur zum Hautdottersack wird, sind aus ihm bei Reptilien und Vögeln zwei Säcke durch einen Faltungsprocess entstanden. Die denselben verursachenden Momente scheinen klar zu Tage zu liegen.

Dadurch dass der Keim in fest anliegenden Eischalen eingeschlossen ist, kann sich der embryonale Körper, wenn er sich durch Zusammenfalten der Blätter bildet, vom Dottersack nicht abheben. Er kommt so in eine Grube desselben zu liegen. Es wird dies um so eher eintreten müssen, als der Embryo am Anfang der Entwicklung im Vergleich zum Dotter von verschwindender Kleinheit ist und als die unmittelbar unter ihm gelegenen Dotterschichten verflüssigt und resorbirt werden. Beim Einsinken des Körpers in den Dotter (Taf I, Fig. 2 und 3) schlagen sich nun die Theile, welche bei den Fischen zum einfachen Hautdottersack werden (Taf I, Fig. 6 und 7) als Amnionfalten rings um ihn herum und hüllen ihn um so vollkommener ein, je tiefer er in den Dotter einsinkt.

Die oben gegebene Darstellung von der Entwicklung des Amnion ist in einem Punkte etwas schematisch gehalten. Die vordere Amnionfalte nämlich entwickelt sich so frühzeitig, dass das mittlere Keimblatt sich noch nicht bis in das vordere Bereich der Embryonalanlage hat ausbreiten können. Die Einfaltung geht daher hier vom inneren und vom äusseren Keimblatt aus, die noch fest zusammenhängen. Etwas später ändert sich dieses Verhältniss, wenn das mittlere Keimblatt auch in den Bezirk der vorderen Amnionfalte hineingewuchert ist und sich daselbst in ein viscerales und ein parietales Mittelblatt gespalten hat. Der Vorgang ist an Serien von Längsschnitten noch nicht im Einzelnen verfolgt worden. Jedenfalls aber werden wir annehmen müssen, dass dabei das mit dem visceralen Mittelblatt verbundene Darmdrüsenblatt sich aus der vorderen Amnionfalte zurückzieht und, wie in der schematischen Figur 11 auf Tafel I dargestellt ist, wieder glatt ausbreitet. Auf diese Weise setzt sich nun die mittlerweile stärker



Gustav Fischer

hervorgewachsene vordere Amnionfalte auch aus dem äusseren Keimblatt und dem parietalen Mittelblatt zusammen, wie es bei der später sich anlegenden hinteren und den seitlichen Amnionfalten von vornherein der Fall ist.

Wir haben jetzt noch in einigen Sätzen genauer auf das weitere Verhalten von Amnion und seröser Hülle einzugehen.

Der Amnionsack bleibt bis zum Ende der embryonalen Entwicklung mit einer kleinen Stelle am Bauch des Embryo, die der Hautnabel heisst, in Verbindung. In den Figuren 3, 4, 5 und 10 ist diese Stelle durch eine ringförmige Linie (*hn*) kenntlich gemacht. Hier setzen sich die primitiven Schichten der Rumpfwand in entsprechende Schichten des Amnion fort; so geht zum Beispiel die Epidermis des Körpers in eine die Amnionhöhle auskleidende Epithellage über. Der Hautnabel umschliesst wie bei den Fischen (Tafel I, Fig. 7) eine Oeffnung, durch welche der im Embryo gelegene Theil der Leibeshöhle (lh^1) in den ausserembryonalen, zwischen den Eihüllen befindlichen Theil (lh^2) übergeht. Ferner tritt durch die Oeffnung der am embryonalen Darm befestigte Stiel des Dottersacks oder der Dottergang hindurch, der in den oben genannten Figuren der Tafel I durch den kleinen Ring (*dn*) bezeichnet ist.

Der Amnionsack gewährt den Embryonen der Reptilien und Vögel noch einen besonderen Vortheil dadurch, dass sich in seiner Höhlung eine eiweisshaltige, salzige Flüssigkeit, der Liquor amnii, ansammelt. In ihr schwimmt gewissermaassen der aus weichen Zellen aufgebaute, zarte, leicht zu verletzende Embryo und führt Bewegungen aus.

Am Anfang seiner Entstehung ist der Amnionsack klein, vergrössert sich aber mit jedem Tage der Bebrütung, indem er mit dem Wachsthum des Embryo Schritt hält und eine grössere Menge von Amnionflüssigkeit einschliesst.

Gleichzeitig wird seine Wandung contractil. In seinem Hautfaserblatt bilden sich einzelne Zellen zu contractilen Fasern aus, die beim Hühnchen vom fünften Tage der Bebrütung an rhythmische Bewegungen veranlassen. Man kann dieselben bei unverletzter Eischale beobachten, wenn man die Eier gegen eine helle Lichtquelle hält und sich dabei des von Preyer construirten Ooscops bedient. Es lässt sich hierbei feststellen, dass das Amnion in der Minute etwa 10 Zusammenziehungen ausführt, welche von einem Ende beginnend zum entgegengesetzten Ende nach der Art fortschreiten, wie sich ein Wurmkörper zusammenzieht. Dadurch wird die Amnionflüssigkeit in Bewegung gesetzt und der Embryo in regelmässiger Weise von einem Ende zum anderen geschaukelt oder gewiegt. Das Wiegen des Embryo, wie Preyer sich ausdrückt, wird in späteren Tagen der Bebrütung immer deutlicher, da die Amnioncontractionen energischere werden.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1 bis 5 sind schematische Abbildungen von Quer- und Längsdurchschnitten durch das Hühnerei auf verschiedenen Stadien der Bebrütung. Sie sollen veranschaulichen, wie sich aus der Embryonalanlage der Körper des Hühnchens entwickelt und wie aus dem ausserembryonalen Be-

zirk der Keimblätter der Dottersack, das Amnion, die seröse Hülle und die Allantois entstehen.

In allen Figuren ist die Embryonalanlage und später der Embryo im Verhältniss zum Dotter viel zu gross der Deutlichkeit wegen dargestellt.

Um die einzelnen Theile leichter von einander unterscheiden zu können, sind verschiedene Farben für sie gewählt worden. Gelb ist der Dotter gezeichnet, grün das Darmdrüsenblatt, blau das äussere Keimblatt und roth das mittlere Keimblatt zusammen mit dem Mesenchym. Die schwarzen Punkte bezeichnen die Grenze, bis zu welcher auf den einzelnen Stadien das äussere und innere Keimblatt den Dotter umwachsen haben; die rothen Punkte zeigen die jeweilige Grenze des mittleren Keimblattes an, das nach Entwicklung der Blutgefässe mit der Randvene aufhört.

Für alle Figuren gelten dieselben Bezeichnungen:

ak Aeusseres Keimblatt (blau).
mw Medullarwülste.
N Nervenrohr.
af Amnionfalte.
vaf, *haf*, *saf* Vordere, hintere, seitliche Amnionfalte.
A Amnion.
ah Amnionhöhle.
S Seröse Hülle.
hn Hautnabel.
sf Seitenfalten. kf^1, kf^2 Kopffalte; *afb*, *ifb* äusseres, inneres Faltenblatt.
ik Inneres Keimblatt (grün).
ur Umwachsungsrand.
dr Darmrinne.
dg Dottergang.
al Allantois.
dn Darmsack.
ds Dotterfalten.
df Darmnabel.
mk Mittleres Keimblatt.
mk^1 Parietale Lamelle desselben oder parietales Mittelblatt.
mk^2 Viscerale Lamelle desselben oder viscerales Mittelblatt.
st Seitliche Grenze desselben, Sinus terminalis, Randvene.
dm, *vm* dorsales, ventrales Mesenterium.
lh Leibeshöhle. lh^1 Embryonaler, lh^2 Ausserembryonaler Theil derselben.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Hühnerei am zweiten Tage der Bebrütung.

Die Keimblätter sind flach über dem Dotter ausgebreitet, das mittlere weniger weit als die beiden äusseren. Es haben sich die ersten Gefässe entwickelt, die mit der Randvene (*st*) an der Grenze des mittleren Keimblattes aufhören. Man unterscheidet daher jetzt den Gefässhof, der bis zur rothpunktirten Linie (*st*) reicht, und nach aussen davon den Dotterhof (*dh*), der mit der schwarzpunktirten Linie (*ur*), dem Umwachsungsrand des äusseren und inneren Keimblattes, aufhört.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Hühnerei am dritten Tage der Bebrütung.

Aeusseres und inneres Keimblatt sind über den halben Dotter ausgebreitet. Der Dotterhof (*dh*) endet mit der schwarzpunktirten Linie, dem Umwachsungsrand (*ur*).

Auch das mittlere Keimblatt mit dem Gefässhof, der jetzt in voller Ausbildung steht, hat den Dotter bis zur Linie *st* (dem Sinus terminalis) umwachsen. Im mittleren Keimblatt ist die Leibeshöhle im embryonalen Körper (lh^1) und in der nächsten Umgebung desselben (lh^2) deutlich geworden, indem parietales (mk^1) und viscerales Mittelblatt (mk^2) auseinandergewichen sind.

Die Embryonalanlage beginnt sich vom ausserembryonalen Theil durch Faltenbildung abzuschnüren und den Rumpf zu bilden. Die Seitenfalten (*sf*) sind eine Strecke weit nach abwärts gewachsen, wodurch die seitliche Rumpfwand entstanden ist, während ventralwärts der Leib noch geöffnet ist. Den Seitenfalten entsprechend haben sich an der Darmplatte die seitlichen Darmfalten (*df*) gebildet und umgrenzen die Darmrinne (*dr*).

Der in Abschnürung begriffene Embryo ist in eine Grube des flüssiger gewordenen Dotters eingesunken und wird von der Rumpfplatte des ausserembryonalen Bezirks der Keimblätter zum Theil eingehüllt, indem die seitlichen Amnionfalten (*af*) sich schon um die Seite des embryonalen Körpers herumgelegt haben.

Fig. 3 zeigt einen Längsschnitt durch das in Fig. 2 auf dem Querschnitt dargestellte Stadium. (3. Tag der Bebrütung).

Das Kopfende des Körpers hat sich von der Keimhaut vollständig abgeschnürt. Es schliesst die Kopfdarmhöhle ein. Das Schwanzende ist nur wenig abgesetzt. Um den Kopf hat sich die vordere Amnionfalte (*vaf*), um den Schwanz die hintere Amnionfalte (*haf*) herumgelegt (Kopfscheide, Schwanzscheide).

Die Mitte des Rumpfes ist ventralwärts noch weit geöffnet. Die Stelle, wo die Rumpfwand in die Amnionfalten übergeht und welche im Schema durch den Ring (*hn*) angedeutet ist, heisst der Hautnabel.

Die Darmplatte hat sich vorn und hinten zu einem Rohr (Kopfdarmhöhle, Beckendarmhöhle) geschlossen, in der Mitte ist das Rohr noch ventralwärts offen und geht durch den Dottergang (*dg*) in den Dottersack (*ds*) über. Die durch einen Ring (*dn*) bezeichnete Uebergangsstelle ist der Darmnabel. Aus der ventralen Wand der Beckendarmhöhle wächst als kleines Bläschen die Allantois (*al*) in die embryonale Leibeshöhle hinein.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein Hühnerei am Anfang des fünften Tages.

Der Embryo ist nach Verwachsung der Amnionfalten in den Amnionsack mit der Höhle (*ah*) eingehüllt. Aus dem äusseren Blatt der Amnionfalten hat sich die seröse Hülle (*S*) entwickelt. Durch weiteres Auseinanderweichen der mittleren Keimblätter hat sich der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle (lh^2) vergrössert. In sie ist die Allantois (*al*) hineingewachsen.

Der Dotter ist mit Ausnahme eines Drittels seiner Oberfläche von dem äusseren und inneren Keimblatt bis zur Linie *ur* umwachsen worden. Der Gefässhof hat sich bis zur Linie *st* ausgedehnt. Die Kopfdarmhöhle ist durch den neuentstandenen Mund (*m*) nach der Amnionhöhle geöffnet.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Hühnerei am siebenten Tage der Bebrütung.

Durch Vergrösserung der ausserembryonalen Leibeshöhle hat sich die seröse Hülle vom Dottersack mit Ausnahme eines kleinen Bezirks vollständig getrennt. Das äussere und das innere Keimblatt haben jetzt den Dotter allseitig umwachsen; das mittlere Keimblatt mit dem Gefässhof hat sich weiter nach abwärts ausgebreitet. Die Amnionhöhle, in welcher der Embryo schwimmt, ist durch Vermehrung des Amnionwassers weiter ausgedehnt worden. Die Allantois hat sich bedeutend vergrössert und bildet einen flachen Sack, der mit dem Enddarm durch einen dünnen Stiel (Urachus) zusammenhängt. Der Sack breitet sich namentlich auf der rechten

Seite des Embryo zwischen Amnion, Dottersack und seröser Hülle in der ausserembryonalen Leibeshöhle aus.

Fig. 6 stellt einen schematischen Querschnitt durch einen Fischembryo dar.

Der Rückentheil ist schon weit entwickelt und schliesst das Nervenrohr (*N*), die Chorda (*ch*), die Aorta (*ao*) und die Ursegmente ein. Die Bauchseite ist durch die ansehnliche Dottermasse (*d*) stark aufgetrieben. Diese liegt in einer Erweiterung des Darmrohrs, dem Darmdottersack; derselbe ist durch einen engen Spaltraum, die Leibeshöhle (*lh*), von der ausgeweiteten Bauchwand oder dem Hautdottersack getrennt.

Fig. 7. Schematischer Längsschnitt durch einen Selachierembryo.

Der Dottersack hat sich vom embryonalen Körper theilweise abgeschnürt und hängt mit der Bauchseite nur noch durch einen dünnen Stiel (*st*) zusammen, der aus 2 ineinander gesteckten Röhren, dem Darmstiel (Dottergang) und dem Hautstiel, besteht. Durch den Dottergang communicirt der Dottersack mit dem embryonalen Darmrohr. Die Uebergangsstelle heisst der Darmnabel (*dn*). Die Anheftungsstelle des Hautstieles an dem Bauch des Embryo ist der Hautnabel (*hn*). Die Leibeshöhle des Embryo (lh^1) geht zwischen Haut- und Darmnabel (*hn* und *dn*) in den Leibesraum (lh^2) zwischen Haut- und Darmdottersack über.

Fig. 8, 9, 10, 11. Schematische Quer- und Längsschnitte durch Hühnerembryonen verschiedenen Alters.

Fig. 8. Hälfte eines Querschnittes durch einen Hühnerembryo von 2 Tagen, nach Kölliker.

Der Embryonalkörper, in welchem Nervenrohr (*N*), Chorda (*ch*), Ursegment mit der Höhle (*ush*), die primitive Aorta (*ao*), die Urnierenanlage (*un*) zu sehen sind, ist durch die seitliche Grenzrinne (*gr*) gegen den ausserembryonalen Bezirk der Keimblätter abgegrenzt. Die Rumpfwand beginnt sich zu entwickeln, indem die Rumpfplatte die nach dem Dotter mit ihrer Firste gekehrte Seitenfalte (*sf*) gebildet hat. Nach aussen von derselben erhebt sich in entgegengesetzter Richtung die seitliche Amnionfalte (*saf*).

Fig. 9. Querschnitt eines Hühnerembryo vom Anfang des dritten Tages, nach Kölliker.

Die Seitenfalten (*sf*) sind weiter nach abwärts gewachsen und haben die Rumpfwand vervollständigt. Desgleichen haben sich die seitlichen Amnionfalten (*saf*) weiter nach dem Rücken des Embryo empor gehoben. Die Darmplatte hat sich zur Rinne (*dr*) eingefaltet. Die punktirte Linie *hn* bezeichnet den noch weiten Hautnabel, die Linie *dn* den Darmnabel.

Fig. 10. Querschnitt durch den Rumpf eines fünftägigen Hühnerembryo in der Nabelgegend. Nach Remak.

Durch Zusammenlegen der Seitenfalten hat sich die Rumpfwand vollständig ausgebildet bis auf den von der Linie *hn* umgebenen Bezirk, in welchem die Leibeshöhle noch eine Oeffnung besitzt und mit der ausserembryonalen Leibeshöhle communicirt. An der Linie *hn*, dem Hautnabel, biegt die Rumpfwand in die Amnionfalten (*af*) um, die über den Rücken des Embryo herübergewachsen sind und im Begriff stehen, mit ihren Rändern zu verschmelzen. Das Darmrohr (*d*) geht am Darmnabel (*dn*) in den Dottersack, der abgeschnitten ist, über.

Fig. 11. Schematischer Längsschnitt durch einen Hühnerembryo.

Der Kopf ist durch Faltung schon vollständig von der Keimhaut abgesetzt, der Schwanztheil ist weniger weit gesondert; ersterer schliesst die Kopfdarmhöhle (*kd*) ein, die durch die vordere Darmpforte (*vdpf*) mit dem Dottersack zusammenhängt. Die Beckendarmhöhle, welche die erste Anlage der Allantois (*al*) zeigt, communicirt nach rückwärts und oben mit dem Nervenrohr durch den neurenterischen Canal (*cn*), nach dem Dottersack durch die hintere Darmpforte (*h-dpf*). Das Kopfende ist durch die vordere Amnionfalte (*vaf*) schon theilweise eingescheidet, während am Schwanzende die hintere Amnionfalte (*haf*) sich erst zu erheben beginnt.

Die seröse Hülle (*S*) ist eine vollkommen durchsichtige, leicht zerreissbare, aus dünneren abgeplatteten Epithelzellen zusammengesetzte Membran, welche der Dotterhaut oder Membrana vitellina fest anliegt. Als eine gesonderte Bildung ist sie anfänglich (Tafel I Fig. 4) nur im Bereich des Amnion und des Embryo vorhanden, soweit als sich die Leibeshöhle im mittleren Keimblatt gebildet hat. Sie vergrössert sich dann in demselben Maasse, als der Dotter umwachsen wird und der Gefässhof sich nach abwärts ausdehnt. Parietales und viscerales Mittelblatt weichen mehr und mehr auseinander, bis schliesslich (beim Hühnchen gegen Ende der Bebrütung) eine Trennung im ganzen Umfang der Dotterkugel erfolgt ist. Stadien dieses Prozesses zeigen uns die Figuren 3, 4 und 5 auf Tafel I. In der letzten Figur, welche den Befund etwa von dem siebenten Tage der Bebrütung darstellt, ist der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle schon sehr ansehnlich geworden; die seröse Hülle ist, mit Ausnahme einer kleinen Stelle am vegetativen Pole des Dotters, als eine gesonderte Bildung angelegt.

In Zusammenhang damit verändert sich auch die Wand des Dottersacks. Während dieselbe am Anfang der Umwachsung eine Strecke weit von allen Keimblättern gebildet wird, setzt sie sich nach Ablösung der serösen Hülle nur noch aus dem Darmdrüsenblatt und dem visceralen Mittelblatt zusammen.

2) Die Allantois.

Während die Entwicklung des Amnion noch vor sich geht, bildet sich bei den Reptilien und Vögeln ein nicht minder wichtiges embryo-

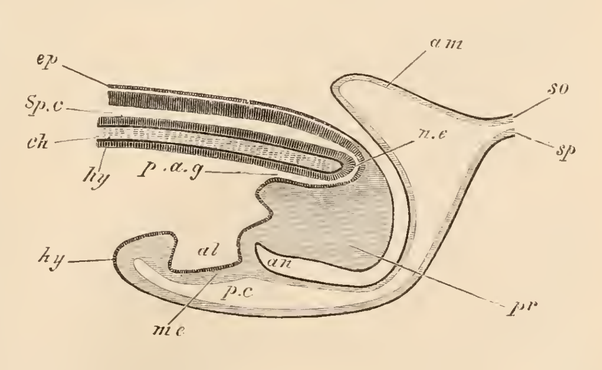


Fig. 108. Schematischer Längsdurchschnitt durch das Hinterende eines Hühnerembryos zur Zeit der Bildung der Allantois nach Balfour.

Der Schnitt zeigt, dass das Nervenrohr *sp.c* an seinem Ende mit dem Enddarm *p.a.g* durch einen Canalis neurentericus *n.e* zusammenhängt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens *pr*, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist. *ep* äusseres Keimblatt. *ch* Chorda. *hy* Darmdrüsenblatt. *al* Allantois. *me* mittleres Keimblatt. *an* die Stelle, wo der After entstehen wird. *am* Amnion. *so* Hautplatte. *sp* Darmplatte.

nales Organ, die Allantois oder der Harnsack. Derselbe hat zwei verschiedene Funktionen gleichzeitig zu erfüllen. Einmal dient er, wie schon sein Name sagt, zur Aufnahme der Ausscheidungsproducte, welche während des Embryonallebens von Niere und Urniere geliefert werden, und zweitens ist er noch vermöge seines Blutgefässreichthums und der oberflächlichen Lage, welche er erhält, das wichtigste embryonale Athmungsorgan.

Der Harnsack nimmt aus dem letzten Theil des Enddarms, der als Cloake bezeichnet wird, seinen Ursprung und ist hier in seiner ersten Anlage beim Hühnchen schon am Ende des zweiten Tages nachzuweisen, zu einer Zeit, wo die Wandungen des Enddarms noch in Entwicklung begriffen sind. Er erscheint hier als eine kleine, blindsackartige Ausbuchtung (*al*) an der vorderen Wand der Darmplatte, welche bestimmt ist, bei der Einfaltung der Schwanzfalte (*hy*) zum ventralen Abschluss des Enddarms verwandt zu werden (Fig. 108. Taf. I Fig. 3 *al*).

Die Ausstülpung ist nach innen vom Darmdrüsenblatt ausgekleidet, nach aussen von einer Wucherung des Darmfaserblattes überzogen. Sie vergrössert sich rasch zu einer Blase, die in die Leibeshöhle hinein wächst (Taf. I Fig. 4 *al*). Hierbei erweitert sich das blinde Ende, während der Anfangstheil, der in den Enddarm übergeht, sich verengt und zu einem hohlen Stiel, dem Harngang oder Urachus, verlängert.

Am vierten Tage ist der Harnsack so vergrössert, dass er in der embryonalen Leibeshöhle keinen Platz mehr findet und sich daher in den ausserembryonalen Theil derselben zwischen Darmstiel und Hautstiel hineindrängt (Taf. I Fig. 5 *al*). Hier gelangt er in den Raum zwischen Dottersack (*ds*) und Amnion (*A*), trifft dann auf die Innenfläche der serösen Hülle (*S*) und breitet sich unter ihr auf eine weite Strecke und zwar über die rechte Seite des embryonalen Körpers aus.

Hinsichtlich der weiteren Schicksale der Eihüllen beim Hühnchen ist zu bemerken, dass sich dieselben bis zur Mitte der Bebrütung, also etwa bis zum 11. Tage, noch weiter entwickeln, dass von da an aber einzelne Rückbildungen beginnen, die später immer auffälliger werden.

Im ersten Zeitraum (5. bis 11. Tag) treten an dem Dottersack, dem Amnion, der Allantois u. s. w. folgende Veränderungen ein:

In der Wand des Dottersacks, der noch eine ansehnliche Grösse beibehält, breitet sich in der früher geschilderten Weise der Gefässhof über grössere Strecken aus. Am 7. Tag bedeckt er etwa zwei Drittel (Taf. I Fig. 5), am 10. Tag drei Viertel desselben, wobei die Grenzvene undeutlich wird und die scharfe Abgrenzung gegen den gefässlosen Abschnitt aufhört.

Der Inhalt des Dottersacks ist durch chemische Veränderung der Dotterconcremente verflüssigt worden. Von seiner Oberfläche hat sich die seröse Hülle (*S*), soweit sich der Gefässhof ausgedehnt hat, durch Vergrösserung der ausserembryonalen Leibeshöhle abgehoben. In den Zwischenraum ist gleichzeitig der Harnsack (Taf. I Fig. 5 *al*) hineingewachsen. Dieser hat sich bis zum zehnten Tage so sehr vergrössert, dass er nur einen kleinen Theil von Dottersack und Amnion unbedeckt lässt. Seine sackartige Beschaffenheit hat er jetzt mehr verloren. Denn zwischen seinem äusseren Blatte, welches fast überall der inneren Fläche

der serösen Hülle dicht anliegt, und seinem inneren, an Amnion und Dottersack angrenzenden Blatt findet sich nur ein unbedeutender, mit Harnwasser erfüllter Zwischenraum.

Der Harnsack ist ferner zu dieser Zeit ein sehr blutgefässreiches Organ geworden, welches von den Nabelgefässen gespeist wird, die uns in einem späteren Capitel über das Blutgefässsystem noch einmal beschäftigen werden. Am dichtesten ist das Blutgefässnetz in seinem äusseren, an der Oberfläche des Eies ausgebreiteten Blatte und dient hier zur Unterhaltung des embryonalen Athmungsprocesses. Denn von dem oberflächlich circulirenden Blute wird, theils direct durch die Eischale, theils aus der am stumpfen Pole des Eies befindlichen Luftkammer (Fig. 8 *a.ch*), welcher ein grosser Theil des Harnsacks anliegt, Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen.

Ausser zur Respiration dient endlich der Harnsack auch noch zur Resorption des Eiweisses, welches während der Bebrütung immer mehr eingedickt und am spitzen Pol des Eies zu einem Klumpen zusammengedrängt wird. Es umwächst dasselbe und hüllt es in einen Sack ein, dessen epitheliale Oberfläche von der serösen Hülle abstammt, die von der wuchernden Allantois mit ausgestülpt worden ist. An der Innenfläche des Sackes entwickeln sich blutgefässreiche Zotten, welche sich in das Eiweiss hineinsenken und von Duval, der auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat, als Placenta beschrieben worden sind.

Auch die Luftkammer hat während der Bebrütung Veränderungen erlitten und sich durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Schalenhaut, in welche sie eingeschlossen ist (Figur 8 Seite 15), unter Luftaufnahme ausgedehnt.

Das Amnion endlich, welches am Anfang seiner Entstehung dem Embryo ziemlich dicht anliegt, hat sich vergrössert und ist zu einem mit Amnionwasser stark gefüllten Sacke geworden (Taf. I Fig. 5 *A*). Seine schon oben beschriebenen rhythmischen Zusammenziehungen werden am 8. Tage am lebhaftesten und kräftigsten und nehmen von da bis zum Ende der Bebrütung an Häufigkeit und Stärke ab.

In Folge aller dieser Wachsthumsvorgänge beansprucht der Embryo mit Anhängen jetzt einen viel grösseren Raum als am Anfang der Bebrütung. Er gewinnt ihn dadurch, dass das den Dotter umgebende Eiweiss oder Albumen sich erheblich vermindert, indem namentlich seine flüssigen Bestandtheile theils durch Verdunstung nach aussen, theils auch durch Resorption von Seiten des Embryo schwinden. Die Dotterhaut ist bei der Vergrösserung zerrissen worden.

Im zweiten Abschnitt, den wir vom 11. bis zum 21. Tage oder bis zum Ausschlüpfen des Hühnchens gerechnet haben, treten hauptsächlich die regressiven Metamorphosen in den Vordergrund.

Dieselben machen sich zunächst am Dottersacke geltend. In Folge der stärkeren Aufsaugung seines Inhaltes wird er mehr und mehr schlaff, so dass sich seine Wand in Falten zu legen beginnt. Von der serösen Hülle wird er jetzt, indem der Leibesspalt sich rings um ihn ausgedehnt hat, vollständig abgelöst und hierauf durch Verkürzung des Darmstiels näher an die Bauchwand herangezogen. Am 19. Tage der Bebrütung beginnt er durch den sehr eng gewordenen Hautnabel in die Bauchhöhle selbst hineinzuschlüpfen, wobei er während des Durchtritts durch die Bauchwand Sanduhrform annimmt. Hier wird er zum Verschluss der Darmwand mit verbraucht.

Eine Rückbildung erfährt das Amnion, insofern die Flüssigkeit ab-

nimmt und fast ganz schwindet, bis die Membran wieder dicht dem embryonalen Körper anliegt. Auch das Eiweiss wird jetzt vollständig aufgebraucht. Nur der Harnsack fährt zu wuchern fort und wächst schliesslich an der ganzen Innenfläche der serösen Hülle so vollständig herum, dass seine Ränder sich treffen und untereinander zu einem den Embryo und das Amnion vollständig einschliessenden Sack verschmelzen. Mit der serösen Hülle verklebt er so fest, dass eine Lostrennung nicht mehr gelingen will.

Das Harnwasser nimmt gegen Ende der Bebrütung gleichfalls ab und ist zuletzt, wie das Amnionwasser, ganz geschwunden. In Folge dessen giebt es in der Allantois Niederschläge von Harnsalzen, die immer massenhafter werden.

Amnion und Harnsack bilden sich schliesslich vollständig zurück. Indem das Hühnchen kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen die es bedeckenden Hüllen mit dem Schnabel durchstösst, fängt es an, die in der grösser gewordenen Luftkammer enthaltene Luft direct einzuathmen. Eine Folge davon ist, dass im Harnsack der Blutkreislauf sich verlangsamt und endlich ganz aufhört. Die zuführenden Nabelgefässe obliteriren. Amnion und Allantois sterben ab, trocknen ein, lösen sich dann vom Hautnabel ab, der sich am letzten Tage vor dem Ausschlüpfen schliesst, und werden als dürftige Ueberreste, wenn das Küchelchen die Eischale verlässt, mit dieser abgestreift.

Zusammenfassung.

1) Bei Reptilien und Vögeln sinkt der Embryo während seiner Entwicklung in den unter ihm liegenden, flüssiger gewordenen Dotter ein und wird von Faltungen des ausserembryonalen Bezirks der Rumpfplatte, den vorderen, hinteren und seitlichen Amnionfalten, eingehüllt (Kopfscheide, Schwanzscheide, Seitenscheiden).

2) In Folge des Faltungsprocesses entstehen 2 Säcke um den embryonalen Körper, das Amnion und die seröse Hülle.

3) Das Amnion ist am Hautnabel mit dem Bauch des Embryo verbunden.

4) Der Hautnabel umschliesst eine Oeffnung, durch welche der embryonale und der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle in Verbindung stehen, und durch welche der Stiel des Dottersacks durchtritt, um sich am Darmnabel an den Darm anzusetzen.

5) Aus der ventralen Wand der letzten Strecke des Enddarms (Cloake) stülpt sich der Harnsack hervor und wächst als eine gestielte Blase 1) in die Leibeshöhle und 2) durch den Hautnabel in den ausserembryonalen Theil derselben, um sich zwischen Amnion und seröser Hülle ringsum auszubreiten und vermöge seines Blutgefässreichtums als Athmungsorgan zu fungiren.

6) Am Ende der embryonalen Entwicklung schlüpft der immer kleiner werdende Dottersack nach Verbrauch des Dotters durch den offenen Hautnabel in die Leibeshöhle und wird zum Verschluss des Darmnabels verwandt.

7) Amnion, seröse Hülle und der aus dem embryonalen Körper herausgewucherte Theil des Harnsacks werden am Hautnabel, der sich schliesst, als nutzlose Gebilde abgestossen.

ZWÖLFTES CAPITEL.

Die Eihüllen der Säugethiere.

In ihren frühesten Entwicklungsstadien zeigen die Eihäute der Säugethiere mit denjenigen der Reptilien und Vögel eine ausserordentliche Uebereinstimmung (Fig. 109). Wir finden einen Dottersack mit reichem Gefässnetz (*UV*), ein Amnion (*am*), eine seröse Hülle (*sz*) und eine Allantois (*ALC*); wir finden, dass sich der Embryo in derselben

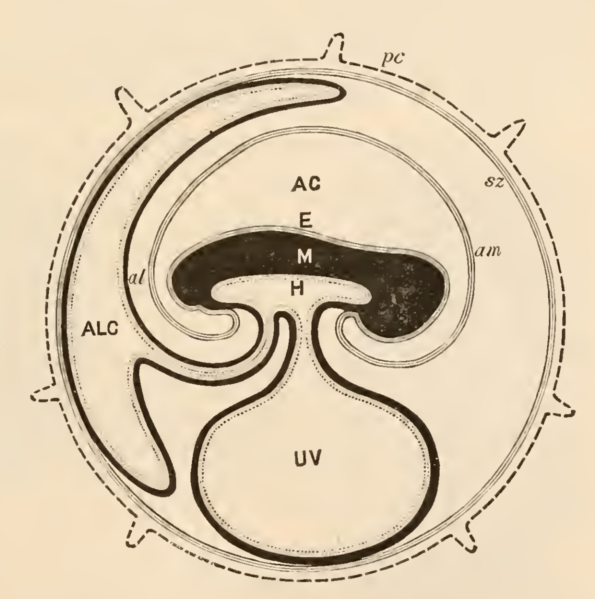


Fig. 109. Schema der Eihäute eines Säugethiers nach TURNER.

pc Zona pellucida mit Zotten (Prochorion). *sz* Seröse Hülle. *E* Aeusseres Keimblatt des Embryo. *am* Amnion. *AC* Amnionhöhle. *M* Mittleres Keimblatt des Embryo. *H* Inneres Keimblatt desselben. *UV* Dottersack (vesica umbilicalis). *ALC* Allantoishöhle. *al* Allantois.

Weise wie dort aus einem kleinen Bezirk der Keimblase entwickelt und in derselben Weise von dem ausserembryonalen Bezirk abschnürt, mit dem er nur durch einen Darm- und einen Hautstiel in Verbindung bleibt.

Die Uebereinstimmung wird eine auffällige und regt zu weiterem Nachdenken an, wenn wir in Betracht ziehen, dass die namhaft gemachten Entwickelungsprocesse in erster Linie durch die Ansammlung von Dottermaterial in den Eiern der Reptilien und Vögel hervorgerufen werden, und dass die Eier der meisten Säugethiere des Dotters so gut wie ganz entbehren, von sehr geringer Grösse sind, eine totale Furchung durchmachen und in allen diesen Beziehungen mehr den Eiern des Amphioxus gleichen.

Warum erleidet nun der Säugethierkeim trotzdem Metamorphosen, die in anderen Fällen nur Folge der Dotteransammlung sind, warum entwickelt sich bei ihm ein Dottersack, der keinen Dotter enthält, mit einem Blutgefässsystem, das zur Dotterresorption bestimmt ist?

Zur Erklärung dieser Verhältnisse müssen wir zu einer Hypothese unsere Zuflucht nehmen, die sich etwa so formuliren lässt:

Die Säuger müssen von Thieren abstammen, die grosse dotterreiche Eier besessen haben, ovipar gewesen sind und bei denen sich in Folge dessen die embryonalen Hüllen in gleicher Weise wie bei Reptilien und Vögeln entwickelt haben. Bei ihnen müssen die Eier erst nachträglich ihren Dottergehalt wieder eingebüsst haben und zwar von dem Zeitpunkt an, als sie nicht mehr nach aussen abgelegt, sondern in der Gebärmutter entwickelt wurden. Denn hiermit war für den werdenden Keim eine neue und ergiebigere, weil unbeschränkte Quelle der Ernährung gefunden in Substanzen, die von den Wandungen der Gebärmutter aus dem mütterlichen Blute ausgeschieden wurden, so dass es der Mitgift des Dotters nicht mehr bedurfte. Die Hüllbildungen aber, die durch den Dottergehalt der Eier ursprünglich in's Dasein gerufen worden waren, haben sich erhalten, weil sie unter Wechsel ihrer Function in den Dienst der Ernährung durch die Gebärmutter traten und dementsprechende Abänderungen erfuhren.

Zu Gunsten dieser Hypothese können drei Thatsachen angeführt werden.

Erstens sind bei den niedersten Säugethierclassen, wie bei den Monotremen und Beutelthieren, die Eier noch grösser als bei den Placentalthieren, was von einem stärkeren Gehalt an Dotter herrührt, der wie bei Ornithorhynchus zum Beispiel in grösseren und kleineren fettglänzenden, dicht zusammenliegenden Kugeln abgelagert ist. Die Eier bilden in dieser Beziehung zu denjenigen der Reptilien und Vögel einen Uebergang.

Zweitens ist beobachtet worden, dass die niedrigste Abtheilung der Säugethiere, die Monotremen, wie die Reptilien und die Vögel eierlegend ist. Ganz kürzlich haben zwei Forscher, Haacke und Caldwell, die interessante Entdeckung gemacht, dass Echidna und Ornithorhynchus, anstatt lebendige Junge zu gebären, wie man seither annahm, in eine pergamentartige Schale eingehüllte, gegen zwei Centimeter grosse Eier ablegen und in ihrem Brutbeutel, der Mammartasche, mit sich herumtragen.

Drittens verharren die Eihäute bei den Beutelthieren, welche nächst den Monotremen als die am tiefsten stehenden Säugethiere aufzufassen sind, obwohl die Entwicklung in der Gebärmutter vor sich geht, dauernd in einem Zustand, der demjenigen der Vögel und Reptilien entspricht. Wie wir durch Owen wissen, besitzt der in ein weites Amnion eingehüllte Embryo einen sehr grossen und gefässreichen Dottersack, der bis an die seröse Membran heranreicht, ferner eine kleine Allantois und eine seröse Membran. Letztere liegt den Uteruswandungen dicht an, ohne aber mit ihnen enger verbunden zu sein; nur in der Gegend, wo mit ihr die Wand des Dottersackes verschmolzen ist, entwickelt sie kleine Zöttchen, in welche Sprossen der Arteriae vitellinae eindringen (Osborne). Nach Resorption des Dotters werden daher wahrscheinlich Substanzen, welche von der Gebärmutter abgesondert worden sind, durch das Blutgefässnetz des Dottersacks aufgenommen werden. So

beginnt eine Art intrauteriner Ernährung sich bei den Beutelthieren auszubilden, sonst aber liegt der Embryo mit seinen Hüllen in der Höhle der Gebärmutter, wie der Vogel- oder Reptilienembryo mit seinen Hüllen in der äusseren festen Eischale.

Nach Begründung dieser schon von verschiedenen Seiten geäusserten Hypothese wenden wir uns zur genaueren Beschreibung der Eihüllen der Säugethiere. Was die ersten Entwicklungsstadien betrifft, so beginnen wir mit dem Kaninchen, weil die Entwicklungsgeschichte desselben am besten untersucht ist, werden dann, um uns das Verständniss für den Bau der menschlichen Placenta zu erleichtern, in einer kurzen Skizze zeigen, wie sich in der Classe der Säugethiere in verschiedener Weise engere anatomisch-physiologische Beziehungen zwischen der Schleimhaut der Gebärmutter und den embryonalen Hüllen herausbilden. Mit den Eihüllen des Menschen werden wir uns in einem besonderen Capitel beschäftigen.

Wenn beim Kaninchen das in die Gebärmutter gelangte Ei sich hierselbst zu der schon früher beschriebenen Keimblase umgewandelt hat, ist es noch von der Zona pellucida eingehüllt, die zu einem dünnen Häutchen, welches später zerstört wird (Prochorion), ausgedehnt worden ist.

Die Keimblase nimmt an Ausdehnung rasch zu und wächst vom 5. bis zum 7. Tag etwa von 1,5 mm auf 5,0 mm Grösse heran. In Folge dieser Grössenzunahme legt sich das Prochorion der Innenfläche

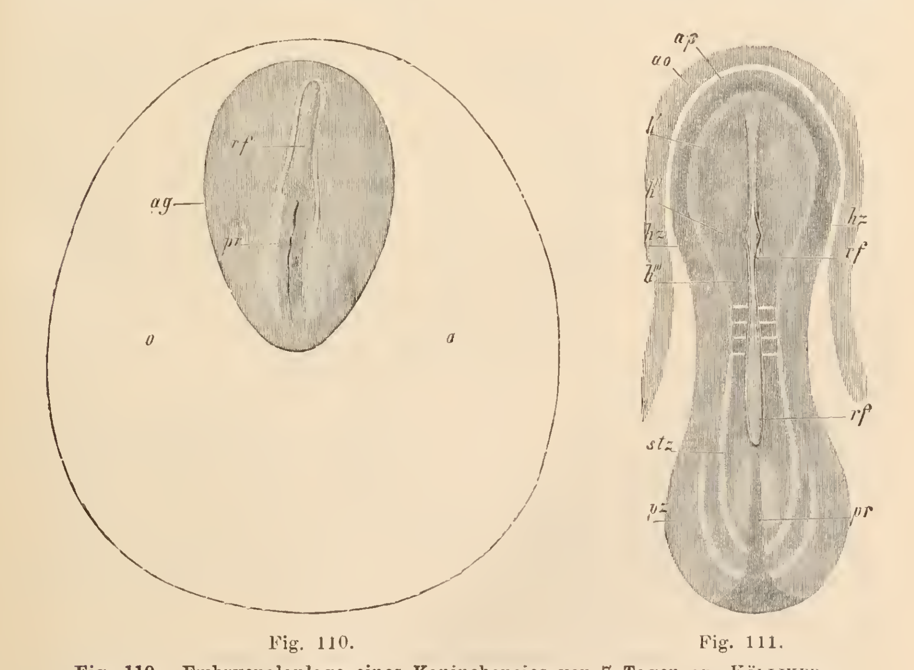


Fig. 110. Fig. 111.

Fig. 110. Embryonalanlage eines Kanincheneies von 7 Tagen aus Kölliker. *o* Gefässhof (area opaca), *ag* Embryonalanlage, *pr* Primitivrinne, *rf* Rückenfurche.

Fig. 111. Embryonalanlage eines Kaninchens von 9 Tagen aus Kölliker, **mit einem Theile des hellen Fruchthofes.**

Ap, *ao* heller, dunkler Fruchthof; *h'*, *h''*, *h'''* Medullarplatte in der Gegend der ersten, zweiten, dritten Hirnblase; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *pr* Primitivstreifen.

der Gebärmutter am 7. und 8. Tage so innig an, dass es immer schwieriger und zuletzt unmöglich wird, die Eier ohne Verletzung abzulösen. Denn beim Zerreissen des mit den Uteruswandungen verklebten Prochorion wird gewöhnlich auch die ihm dicht anliegende dünne Keimblase beschädigt und eröffnet, worauf sie unter Ausfliessen ihres Inhaltes zusammenfällt. Der letztere hat auch Veränderungen erlitten, welche die Untersuchung erschweren, indem er an Consistenz zugenommen hat und der Dicke des Hühnereiweisses fast gleichkommt.

Während des Festsetzens vergrössert sich die Embryonalanlage, welche ursprünglich rund ist, und nimmt eine immer mehr gestreckte Form an. Sie wird am siebenten Tage oval (Fig. 110 *ag*), dann birnförmig, und gewinnt am achten Tage eine immer ausgeprägtere sohlenartige Gestalt, wobei sie bis zu einer Länge von circa 3,5 mm Länge heranwächst (Fig. 111).

Wie schon in den vorausgegangenen Capiteln beschrieben wurde, breitet sich in dieser Zeit das mittlere Keimblatt in der Embryonalanlage aus, bildet sich die Medullarfurche (Fig. 110 und 111 *rf*), die Chorda, eine Anzahl von Ursegmenten, erscheint am achten Tage die erste Anlage von Gefässen und Blut im Gefässhof (*o*). Am neunten und zehnten Tage faltet sich die Embryonalanlage zum embryonalen Körper zusammen und schnürt sich vom übrigen Theil der Keimblase ab, aus welcher sich gleichzeitig verschiedene Eihäute zu entwickeln beginnen. Alle diese Vorgänge sind bei den Säugethieren in ihren Anfangsstadien dieselben wie bei den Reptilien und Vögeln, so dass wir uns bei ihrer Beschreibung sehr kurz fassen können. Wir wollen dieselbe anknüpfen an die schematischen Zeichnungen, welche, von Kölliker entworfen, in vielen Lehrbüchern Aufnahme gefunden haben (Fig. 112, 1—5).

Schema 1 zeigt uns eine Keimblase, die beim Kaninchen etwa dem 7. bis 8. Tag entsprechen würde. Nach aussen ist sie noch von der sehr verdünnten Dotterhaut (*d*) eingeschlossen, die jetzt auch Prochorion genannt wird, da sich auf ihrer Aussenfläche bei manchen Säugethieren Eiweissflocken und Zöttchen aus der von der Uterusschleimhaut ausgeschiedenen Flüssigkeit niedergeschlagen haben. Das innere Keimblatt (*i*), das an einer nur wenig jüngeren Keimblase, wie sie in Figur 52 *B* dargestellt ist, nur bis zur Linie *ge* reicht und ein Drittel der Kugelinnenfläche noch unbedeckt lässt, ist jetzt ganz bis zum vegetativen Pole herumgewachsen. Das mittlere Keimblatt (*m*) ist in voller Entwickelung begriffen und nimmt etwa den vierten Theil der Kugeloberfläche ein. Ein kleiner Abschnitt dieser dreiblätterigen Region enthält die Embryonalanlage, die sich etwa auf dem Entwicklungsstadium befinden würde, welches wir bei der Ansicht von der Fläche in der Figur 110 vor uns haben. Sie ist eiförmig und zeigt in der hinteren Hälfte den Primitivstreifen (*pr*) und vor ihm eine tiefe Rückenfurche (*rf*); der ausserembryonale Theil des mittleren Keimblattes kann als Gefässhof (*o*) bezeichnet werden, da sich in ihm die ersten Anfänge der Gefäss- und Blutbildung bemerkbar machen.

Bei dem in Schema 2 abgebildeten, schon viel weiter entwickelten Embryo (beim Kaninchen etwa am neunten Tage) hat sich das mittlere Keimblatt etwa über den dritten Theil der Keimblase ausgebreitet und schliesst jetzt eine deutlich sichtbare Leibeshöhle ein, indem parietales und viscerales Mittelblatt sowohl im embryonalen als auch im ausserembryonalen Bezirk auseinandergewichen sind. Es reicht bis zu der

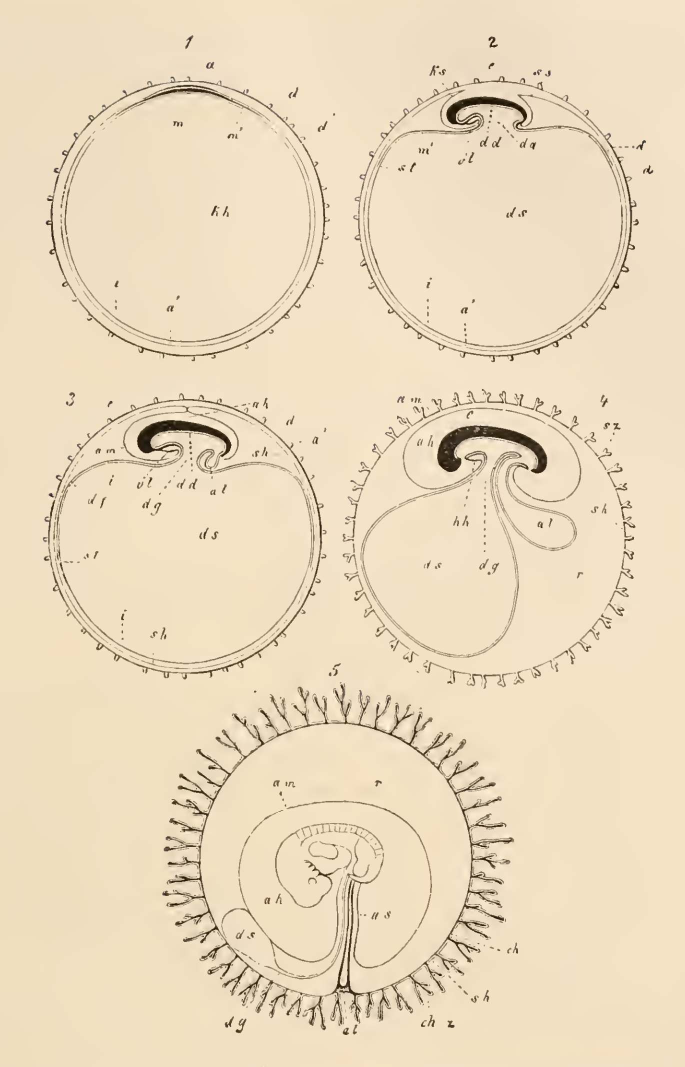


Fig. 112. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen eines Säugethiers nach Kölliker.

In den Figuren 1 bis 4 ist der Embryo im Längsdurchschnitt dargestellt.

1) Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage.
2) Ei, an dem sich der Dottersack und das Amnion zu bilden beginnen.
3) Ei, in welchem durch Verwachsung der Amnionfalten der Amnionsack und die seröse Hülle gebildet werden und die Allantois sich anlegt.
4) Ei mit seröser Hülle, die Zotten entwickelt hat, mit grösserer Allantois und mit einem Embryo, an welchem Mund- und Afteröffnung entstanden sind.
5) Schematische Darstellung eines noch jungen menschlichen Eies, bei dem sich die Gefässschicht der Allantois rings an die seröse Hülle angelegt hat und in ihre Zotten hineingewachsen ist. Die seröse Hülle führt von da an den Namen Chorion. Der Hohlraum der Allantois ist verkümmert, der Dottersack ist sehr klein geworden, die Amnionhöhle in Zunahme begriffen.

d Dotterhaut (Zona pellucida); *d'* Zöttchen derselben; *sh* seröse Hülle; *ch* Chorion; *chz* Chorionzotten; *am* Amnion; *ks*, *ss* Kopf- und Schwanzfalte des Amnion; *a* äusseres Keimblatt; *a'* dasselbe vom ausserembryonalen Bezirk der Keimblase; *m* mittleres Keimblatt; *m'* dasselbe vom ausserembryonalen Bezirk; *dd* inneres Keimblatt; *i* dasselbe im

ausserembryonalen Bezirk; *df* Gefässhof; *st* Sinus terminalis: *kh* Höhle der Keimblase, die später zur Höhle des Dottersackes *ds* wird; *dg* Stiel des Dottersacks (Dottergang); *al* Allantois; *e* Embryo; *r* Raum zwischen Chorion und Amnion; ausserembryonaler Theil der Leibeshöhle, mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllt; *vl* ventrale Leibeswand; *hh* Pericardialhöhle.

mit *st* bezeichneten Stelle, an welcher sich als äussere Grenze des nun deutlich ausgeprägten Gefässhofes der Sinus terminalis befindet.

Die Embryonalanlage ist in Abschnürung von der Keimblase begriffen. Kopf- und Schwanzende des Embryo haben sich durch Faltung der einzelnen Blätter in derselben Weise wie beim Hühnchen vom hellen Fruchthof abgehoben. Wie dort ist eine Kopf- und eine Beckendarmhöhle entstanden mit einer vorderen und einer hinteren Darmpforte, welche nach der Höhle der Keimblase geöffnet sind.

Zu derselben Zeit erfolgt die Entwicklung des Amnion, welche bei den Säugethieren zuerst von Baer und Bischoff erkannt worden ist. An dem schematischen Durchschnitt sieht man, dass die ausserembryonale Leibeshöhle sehr weit geworden ist, indem sich das äussere Keimblatt mit dem fest anliegenden parietalen Mittelblatt in der Umgebung des Embryo in die Höhe gehoben und sich in Falten (*ks* u. *ss*) gelegt hat. Ueber den Kopf hat sich die vordere (*ks*), über den Schwanz die hintere Amnionfalte (*ss*) herübergeschlagen. Die beiden Scheiden liegen bei den Säugethieren dem Embryo so dicht auf, dass sie bei Betrachtung von der Fläche, zumal sie ausserordentlich durchsichtig sind, nicht leicht erkannt werden können.

Auf dem dritten Schema haben sich die Amnionfalten stark vergrössert und sind einander über dem Rücken des Embryo bis zur gegenseitigen Berührung ihrer Ränder entgegengewachsen. Der Verschluss des Sackes findet in einer etwas anderen Weise als beim Hühnchen statt. Anstatt in einer Längsnaht treffen sich die Ränder der Amnionfalten, wenigstens beim Kaninchen, etwa in der Mitte des Rückens an einer kleinen Stelle, wo sich längere Zeit eine rundliche Oeffnung im Sacke erhält. Das äussere Blatt der Amnionfalten, das in der Figur 3 an der Nahtstelle noch mit dem Amnionsack zusammenhängt, später aber sich von diesem ganz ablöst, stellt wie beim Hühnchen die seröse Hülle dar. Dieselbe tritt als selbständige Bildung zuerst in der Umgebung des Embryo auf, während sie weiter nach abwärts noch mit dem Darmdrüsenblatt fest verbunden ist und mit ihm zusammen die hier nur zweiblätterige Wand der ursprünglichen Keimblase ausmacht.

Ausserdem lässt uns das dritte Schema noch die erste Anlage des Harnsacks (*al*) erkennen, der in der schon früher beschriebenen Weise (S. 165) aus der vorderen Wand des Hinterdarms hervorwächst und beim Kaninchen schon am neunten Tage als eine kleine gestielte, sehr gefässreiche Blase bemerkt wird.

Das vierte Schema zeigt uns die Entwicklung der Eihüllen viel weiter gediehen. Das Prochorion ist durch Ausdehnung der ganzen Keimblase gesprengt worden und als besondere Hülle nicht mehr nachweisbar. Was wir am meisten nach aussen erblicken, ist die seröse Hülle, die sich in auffallender Weise verändert hat. Sie hat sich erstens vom Amnion vollständig abgelöst; doch ist hierbei zu bemerken, dass bei einigen Säugethieren und namentlich auch beim Menschen sich ein Verbindungsstiel zwischen beiden Hüllen an der Amnionnaht lange Zeit erhält. Zweitens ist die seröse Hülle überall eine ganz selbständige Bildung geworden und umgibt als eine dünne Blase lose den Em-

bryo mit seinen übrigen Hüllen. Es ist dieser Zustand dadurch herbeigeführt worden, dass das mittlere Keimblatt, das in Figur 3 nur die eine Hälfte der ursprünglichen Keimblase umwachsen hatte, sich nunmehr auch noch über die andere Hälfte ausgebreitet hat und in seine beiden Blätter auseinandergewichen ist. Dadurch hat sich der ausserembryonale Theil der Keimblase nun vollständig wie beim Hühnchen in einen äusseren Sack, die seröse Hülle, und in den durch die Leibeshöhle von ihr getrennten Dottersack gespalten.

Uebrigens bestehen auch in dieser Hinsicht zwischen den Säugethieren Verschiedenheiten, indem bei einigen die seröse Hülle in mehr oder minder grosser Ausdehnung mit dem Dottersack dauernd verbunden bleibt. Das ist zum Beispiel beim Kaninchen der Fall.

Beim Kaninchen breitet sich das mittlere Keimblatt nur auf der dem Embryo zugewandten Hälfte des Dottersackes aus, der ursprünglich den grössten Theil der Keimblase ausfüllt. Es entwickelt sich in ihm ein Blutgefässnetz, das nach aussen durch eine Randvene scharf abgegrenzt ist. Die andere Hälfte des Dottersackes ist gefässlos und ist überall mit der serösen Hülle fest verbunden. Wenn dann später der Dottersack nach Resorption seines Inhalts zu schrumpfen beginnt, nimmt er eine pilzhutähnliche Form an (Fig. 113 *ds*), indem sich seine gefässführende Hälfte (*fd*) gegen den gefässlosen, mit der serösen Hülle (*sh*) verwachsenen Abschnitt (*ed''*) einstülpt. Mit dem Darmnabel des Embryo bleibt er durch einen lang ausgezogenen Darmstiel (oder Dottergang), der dem Stiel des Pilzhutes vergleichbar ist, in Verbindung.

Der durch Schrumpfung des Dottersacks in der Keimblase frei werdende Raum (*r*) wird nicht durch ein compensirendes Wachsthum des Amnion (*a*) und des Harnsacks (*al*), welche beide klein bleiben, ausgefüllt. Daher sammelt sich zwischen den einzelnen Eihüllen eine grössere Menge Flüssigkeit an. Der mit Flüssigkeit erfüllte Raum ist nichts anderes als der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle, die beim Kaninchen wie bei keinem andern Säugethiere deutlich entwickelt ist. In sie hängt der

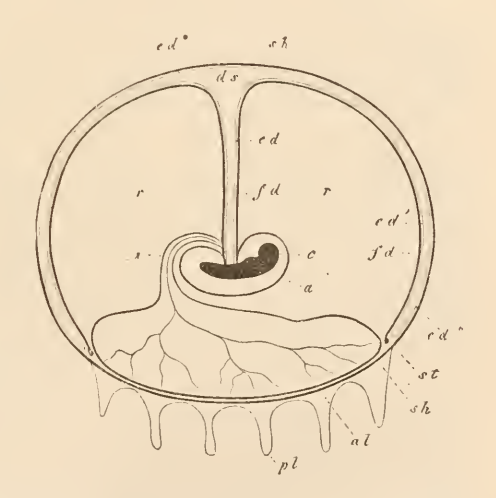


Fig. 113. Schematischer Längsdurchschnitt durch ein Kaninchenei auf vorgeschrittenem Trächtigkeitsstadium nach Bischoff.

e Embryo; *a* Amnion; *u* Urachus; *al* Allantois mit Blutgefässen; *sh* subzonale Membran; *pl* Zotten der Placenta; *fd* Gefässschicht des Dottersacks, *ed* Darmdrüsenblatt des Dottersacks; *ed'*, *ed''* innere und äussere Lamelle des den plattgedrückten Hohlraum des Dottersackes auskleidenden Darmdrüsenblattes; *ds* Höhle des Dottersackes; *st* sinus terminalis; *r* der mit Flüssigkeit erfüllte Raum zwischen Amnion, Allantois und Dottersack.

Harnsack (*al*) als gestielte Blase frei hinein und hat sich mit einem Theil seiner Oberfläche an den mit dem Dottersack nicht verbundenen und vom Randsinus (*st*) umgrenzten Abschnitt der serösen Hülle (*sh*) angelegt. Der-

selbe bildet sich allmählich zu einem Ernährungsorgan für den Embryo, zu der Placenta (*pl*), um, indem er durch die Gefässe der Allantois, die Nabelgefässe, eine reichliche Blutzufuhr erhält.

Später wird auch die übrige Oberfläche der Keimblase, an welcher sich die Nabelgefässe nicht ausbreiten, gefässhaltig. Es geschieht dies dadurch, dass die in dem pilzhutartigen Dottersack noch enthaltene eiweissreiche Flüssigkeit vollständig aufgesaugt wird, und dass in Folge dessen seine äussere gefässlose und seine innere eingestülpte gefässhaltige Wand aufeinander zu liegen kommen und zu einer einzigen Membran verwachsen. Auf diese Weise wird beim Kaninchen die Keimblase an ihrer ganzen Oberfläche von zwei verschiedenen Seiten her mit Blut versorgt, der placentare Theil von den Gefässen des Harnsacks, der grössere Theil der Oberfläche von den in Rückbildung begriffenen Dottergefässen.

Betreffs der Amnionbildung beim Kaninchen, über welche v. Beneden und Julin sehr eingehende Untersuchungen angestellt haben, mag noch erwähnt werden, dass hier in höherem Grade als beim Hühnchen das mittlere Keimblatt im Bereich der vorderen Amnionfalte fehlt Letztere besteht daher einzig und allein während längerer Zeit aus den beiden dicht zusammenschliessenden primären Keimblättern. Van Beneden hat daher der Kopfscheide beim Kaninchen, solange an ihrer Bildung das innere Keimblatt Theil nimmt, den Namen des Proamnion gegeben. Später kommt es jedoch auch im Bereich des Kopfes beim Kaninchen zu einer Ablösung des Amnion vom Darmdrüsenblatt des Dottersacks.

Endlich ist in unserem Schema 4 noch eine dritte Veränderung an der serösen Hülle eingetreten. Durch Wucherung des Epithels sind zahlreiche kleine Ausstülpungen oder Zöttchen auf ihrer nach aussen gekehrten Oberfläche entstanden. Man hat ihr daher, wenn sich diese Veränderungen vollzogen haben, den Namen des Chorion oder der Zottenhaut gegeben. Auch hier ist gleich hinzuzufügen, dass in der Zottenentwickelung keineswegs eine Uebereinstimmung zwischen allen Säugethieren herrscht. Bei den niedersten Ordnungen (Monotremen, Beutelthieren) bleibt die Oberfläche der Keimblase, wie bei den Vögeln und Reptilien, nahezu glatt. Es erhält sich daher bei ihnen während des Embryonallebens dauernd die seröse Hülle, während sich bei den übrigen Säugethieren dieselbe zu einer Zottenhaut umbildet. Auf Grund dieser Verschiedenheiten hat Kölliker die Säugethiere in Mammalia achoria und Mammalia choriata eingetheilt.

An den übrigen Eihäuten der Figur 112, 4 haben sich hauptsächlich nur Veränderungen in der Grösse vollzogen. Der Dottersack (*ds*), auf dessen ganzer Oberfläche sich jetzt die Dottergefässe ausbreiten, ist erheblich kleiner geworden und geht durch einen längeren, dünneren Stiel, den Dottergang (*dg*), in den embryonalen Darm über. Der Amnionsack (*am*) hat sich vergrössert und mit Flüssigkeit, dem Liquor amnii, erfüllt. Seine Wandungen setzen sich am Bauchnabel in die Bauchwand des Embryo fort. Die Allantois (*al*) ist zu einer blutgefässreichen, birnförmigen Blase geworden, die zwischen Darmstiel und Bauchnabel hindurch in den ausserembryonalen Theil der Leibeshöhle hinein und bald bis zur serösen Hülle herangewuchert ist.

Besser als das Schema (Figur 112, 4) gewährt uns die naturgetreue Abbildung eines Hundeembryos von 25 Tagen (Fig. 114) einen Einblick in den Zusammenhang der beiden blutgefässführenden Säcke, der Allantois und des Dottersacks, mit dem Darmcanal.

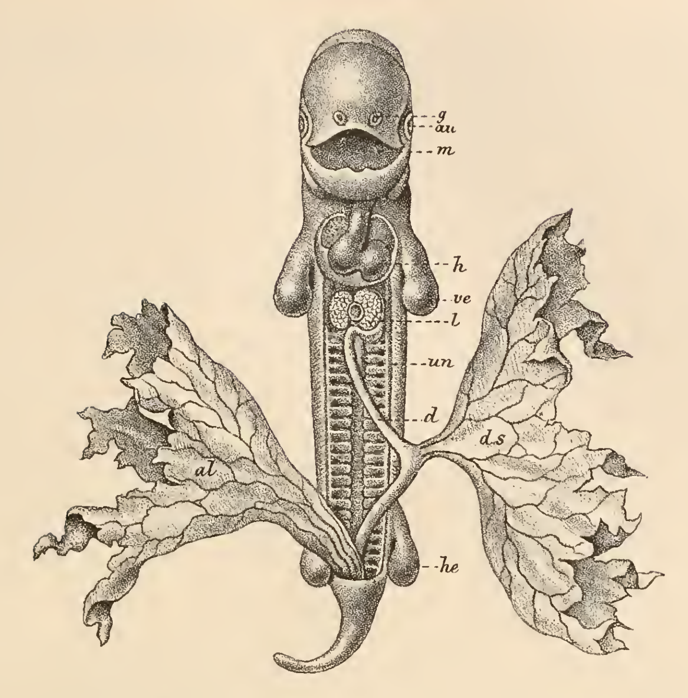


Fig. 114. Embryo eines Hundes von 25 Tagen. 5 mal vergrössert, gestreckt und von vorn gesehen. Nach BISCHOFF.

d Darmrohr; *ds* Dottersack; *al* Allantois, Harnsack; *un* Urniere; *l* die beiden Leberlappen mit dem Lumen der Vena omphalomesenterica dazwischen; *ve*, *he* vordere, hintere Extremität; *h* Herz; *m* Mund; *au* Auge; *g* Geruchsgrübchen.

Der Embryo ist aus dem Chorion und dem Amnion herausgenommen. Die vordere Bauchwand ist zum Theil entfernt und dadurch der Hautnabel zerstört worden, der um diese Zeit schon ziemlich eng geworden ist. Der jetzt in ganzer Länge zu erblickende Darmcanal hat sich schon überall zu einem Rohr (*d*) geschlossen; etwa in seiner Mitte geht er vermittelst eines kurzen Dotterganges in den Dottersack (*ds*) über, der bei der Präparation aufgeschnitten worden ist. Ganz am Ende des Darmcanals setzt sich die Allantois (*al*) mit einer stielartigen Verengerung, dem Urachus, an.

Bis zu diesem Stadium liegt die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Eihüllen bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien klar zu Tage. Von jetzt ab aber wird der Entwicklungsgang immer mehr ein abweichender, indem ein Theil der Eihäute in nähere Beziehungen zu der Schleimhaut der Gebärmutter tritt und sich so zu einem Ernährungsorgan für den Embryo umwandelt. Auf diese Weise wird ein Ersatz für den Ausfall des Dotters geschaffen.

Die interessanten zur intrauterinen Ernährung dienenden Einrichtungen, welche namentlich von dem englischen Anatomen TURNER in einer Reihe gründlicher, vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten untersucht worden sind, bieten in den einzelnen Ordnungen der Säugethiere sehr grosse Verschiedenheiten dar; bald sind sie einfacher Art, bald sind es complicirtere Organe, die man als Mutterkuchen

oder Placenta bezeichnet hat. Da ihre Kenntniss uns das Verständniss der menschlichen Placenta erleichtern wird, wollen wir auf sie etwas ausführlicher eingehen.

In der Art und Weise, wie die Oberfläche der Keimblase in Beziehung zur Schleimhaut der Gebärmutter tritt, sind am zweckmässigsten 3 verschiedene Modificationen zu unterscheiden und nach ihnen die Säugethiere in 3 Gruppen einzutheilen.

In einer Gruppe erhält sich die seröse Hülle nahezu in ihrer einfachen ursprünglichen Beschaffenheit,

in der zweiten Gruppe wandelt sie sich in eine Zottenhaut oder in das Chorion um und

in der dritten Gruppe entsteht aus einem oder mehreren Abschnitten des Chorion ein Mutterkuchen.

Zu der ersten Gruppe gehören unter den Säugethieren nur die Monotremen und die Beutelthiere, deren Eihüllen im Allgemeinen ebenso wie bei den Reptilien und Vögeln beschaffen sind. Mit Ausnahme einer schon oben erwähnten Stelle (Seite 170) behält bei den Beutelthieren die seröse Hülle ihre glatte Oberfläche bei. Dadurch, dass sie der blutgefässreichen Uterusschleimhaut fest aufliegt, kann sie Ernährungsstoffe aus dieser aufnehmen und an die weiter nach innen gelegenen embryonalen Theile abgeben.

In der zweiten Gruppe der Säugethiere wird eine Vervollkommnung in der intrauterinen Ernährung dadurch herbeigeführt, dass die seröse Hülle in ihrer Organisation eingreifende Veränderungen erfährt und sich so zu einer Zottenhaut oder einem Chorion umwandelt.

Erstens wird sie mit Blutgefässen versorgt, indem die Allantois an sie herantritt und mit ihrer Bindegewebsschicht, welche die Ausbreitung der Nabelgefässe enthält, an ihrer Innenfläche rings herumwuchert.

Zweitens beginnt die Epithelmembran in Falten und Zotten auszuwachsen, in welche alsbald auch blutgefässführende Fortsätze der Bindegewebsschicht eindringen. Durch diesen Process wird eine grössere resorbirende Oberfläche geschaffen.

Drittens verbinden sich die Schleimhaut der Gebärmutter und das Chorion immer inniger und fester untereinander, indem auch die erstere ihre Oberfläche vergrössert und Gruben und Vertiefungen erhält, in welche die Fortsatzbildungen der letzteren hineingreifen.

Alle diese Veränderungen haben keinen anderen Zweck, als den Stoffwechsel zwischen mütterlichen und kindlichen Geweben zu erleichtern und zu einem recht ausgiebigen zu machen.

Derartig beschaffene Eihäute treffen wir bei den Schweinearten, den Perissodactylen, Hippopotamidae, Tylopoden, Traguliden, Sirenen und Cetaceen. Beim Schwein, das uns als Beispiel dienen soll, ist die Eiblase in Anpassung an die Form der Gebärmutter in einen spindelförmigen Schlauch umgewandelt. Dem entsprechend sind auch die inneren embryonalen Anhänge, wie Dottersack und Allantois, in zwei lange Zipfel ausgezogen.

Auf der ganzen Oberfläche des Chorion haben sich, mit Ausnahme der beiden Zipfel des Schlauchs, Reihen von sehr gefässreichen Wülsten gebildet, die strahlenförmig von einzelnen glatten runden Flecken der Membran ausgehen und auf ihrem Rande noch mit kleinen einfachen Papillen bedeckt sind. Den Erhabenheiten und Vertiefungen des Chorion ist die Schleimhaut der Gebärmutter genau angepasst. Auch hier

finden sich wie dort ähnliche kreisförmige glatte Stellen, die noch insofern bemerkenswerth sind, als auf ihnen allein die schlauchförmigen Uterindrüsen zur Ausmündung gelangen. Bei der Geburt lösen sich die ineinander gepassten Berührungsflächen, ohne dass in der Schleimhaut der Gebärmutter Substanzverluste entstehen, von einander ab. Denn die Wülste und kleinen Papillen des Chorion lassen sich leicht aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Vertiefungen herausziehen.

In der dritten Gruppe hat sich zum Zweck der intrauterinen Ernährung ein besonderes Organ, die Placenta oder der Mutterkuchen entwickelt. Seine Entstehung ist dadurch veranlasst worden, dass einzelne Abschnitte des Chorion in Folge ungleicher Vertheilung und Grösse der Zotten eine verschiedene Beschaffenheit angenommen haben.

Ein Theil zeigt uns die Zotten entweder ganz geschwunden oder sehr verkümmert, so dass die Oberfläche der Membran sich glatt anfühlt, ausserdem ist er arm an Blutgefässen oder entbehrt derselben vollständig.

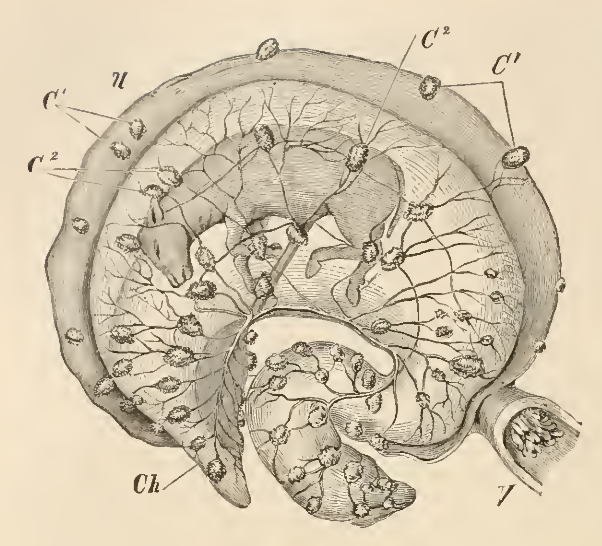
Ein anderer Theil des Chorion enthält dicht zusammengedrängte Zotten, die ausserordentlich verlängert und mit zahlreichen verzweigten Seitenästen besetzt sind; ferner empfängt er starke Blutgefässe, welche zu den Zottenbüscheln herantreten und sich in den feinsten Seitenästchen derselben mit ihren Endcapillaren ausbreiten; endlich ist er innigere Beziehungen zur Schleimhaut der Gebärmutter eingegangen. Diese ist überall, wo sie an ihn anstösst, stark verdickt, sehr blutgefässreich und in lebhafter Wucherung begriffen. Sie schliesst zahlreiche verzweigte, grössere und kleinere Hohlräume ein, in welche die Chorionzotten genau hineinpassen.

Das Ganze nennt man eine Placenta und man unterscheidet an ihr den mit Zotten bedeckten Theil des Chorion als Placenta foetalis und den mit ihr verbundenen und ihr angepassten Theil der Uterusschleimhaut als Placenta uterina. Beide zusammen stellen ein Organ zur Ernährung des Embryo dar.

Man hat vielfach auch die Bezeichnung Placenta auf das gleichmässig mit kleinen Zöttchen bedeckte Chorion der Schweinearten etc. ausgedehnt und die Unterart einer diffusen Placenta hierfür aufgestellt. Im Interesse einer schärferen Begriffsbestimmung aber liegt es wohl, den Namen nur in der engeren Bedeutung, wie es hier geschehen ist, anzuwenden, und im anderen Fall nur von einer Zottenhaut oder einem Chorion zu sprechen.

Im Einzelnen zeigt die Placentabildung nicht unerhebliche Modificationen.

Einen besonderen Typus stellen die Wiederkäuer (Fig 115^a) dar (Cervidae, Antilopidae, Bovidae, Camelopardidae), deren Eiblase wie beim Schwein in 2 Zipfel ausgezogen ist. An ihrem Chorion (*Ch*) haben sich sehr viele kleine foetale Placenten (C^2), die man hier auch Cotyledonen nennt, entwickelt. Ihre Zahl ist bei den einzelnen Arten eine sehr schwankende, 60 bis 100 bei dem Schaf und der Kuh, nur 5 bis 6 bei dem Reh. Sie sind mit entsprechenden Verdickungen der Gebärmutterschleimhaut, den Placentae uterinae (C^1), verbunden, doch nur in lockerer Weise, so dass schon ein leichter Zug genügt, um eine Trennung herbeizuführen und die Chorionzotten aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Gruben, wie eine Hand aus dem Handschuh, herauszuziehen. Auch in dem unserer Figur 115^a zur Grundlage dienenden



Präparate sind kindliche und mütterliche Cotyledonen (C^2 und C^1) voneinander getrennt, da die Gebärmutter (U) durch einen Schnitt geöffnet und eine Strecke weit vom Chorion (Ch) abgezogen worden ist.

Fig. 115a. Gebärmutter einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeitsperiode geöffnet. (Aus BALFOUR, nach COLIN.)
Vagina; U Uterus; Ch Chorion; C^1 Cotyledonen des Uterus; C^2 foetale Cotyledonen.

Einen einzelnen Cotyledon der Figur 115^a in wenig mehr als natürlicher Grösse zeigt uns Figur 115^b. Die Wand der Gebärmutter (u) ist von dem Chorion (Ch) ein wenig abgezogen. In Folge dessen sind der mütterliche (C^1) und der foetale Theil (C^2) des Cotyledon theilweise von einander getrennt. An der Placenta uterina (C^1) gewahrt man zahlreiche kleine Grübchen, an der Placenta foetalis (C^2) die dicht zusammengedrängten, baumartig verzweigten Chorionzotten, die aus den Grübchen herausgelöst sind.

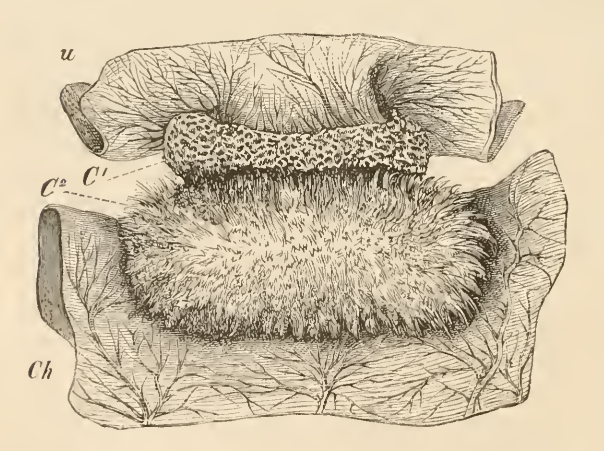


Fig. 115b. Cotyledon einer Kuh, die foetalen und mütterlichen Theile halb von einander abgelöst. (Nach COLIN aus BALFOUR.)
u Gebärmutter; C^1 mütterlicher Theil des Cotyledon (Placenta uterina); Ch Chorion des Embryo; C^2 foetaler Theil des Cotyledon (Chorion frondosum oder Placenta foetalis).

Wie uns der schematische Durchschnitt (Fig 116) lehrt, grenzen kindliche und mütterliche Gewebe in dem Mutterkuchen unmittelbar aneinander. Die Zotten sind von abgeflachten Zellen, die Gruben der Schleimhaut von Cylinderzellen ausgekleidet; letztere entwickeln in ihrem Inneren Fett- und Eiweisskörnchen, sie zerfallen zum Theil und tragen dadurch zur Entstehung einer milchigen Flüssigkeit bei, der sogenannten Uterinmilch, welche sich aus der Placenta uterina auspressen lässt und zur Ernährung des Foetus dient. Zu beachten ist auch, dass bei den Wiederkäuern die Uterindrüsen nur in der Schleimhaut zwischen den Cotyledonen zur Ausmündung gelangen.

Bei allen übrigen Säugethieren, denen eine Placenta zukommt, wird die Durchwachsung kindlicher und mütterlicher Gewebe eine noch innigere und gleichzeitig entwickelt sich hierbei ein festerer Zusammenhang, so dass jetzt eine Ablösung des Chorion ohne Verletzung der Schleimhaut der Gebärmutter nicht mehr möglich ist. Bei der Geburt wird daher eine mehr oder minder beträchtliche oberflächliche Schicht von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestossen. Den abgestossenen Theil bezeichnet man als die hinfällige Haut oder die Decidua.

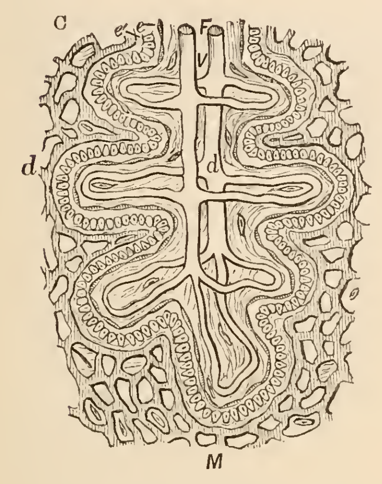


Fig. 116.

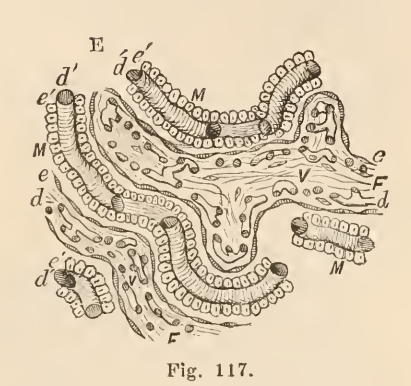


Fig. 117.

Fig. 116. Schematische Darstellung des feineren Baues der Placenta einer Kuh nach TURNER.

F foetale, *M* mütterliche Placenta; *V* Zotte; *e* Epithel der Chorionzotte; *e'* Epithel der mütterlichen Placenta; *d* foetale, *d'* mütterliche Blutgefässe.

Fig. 117. Schematische Darstellung des feineren Baues der Placenta von der Katze nach TURNER. Figurenbezeichnung wie in Figur 116.

Man fasst nun nach dem Vorschlag von HUXLEY alle Säugethiere, bei denen sich in Folge der besonderen Entwicklung des Mutterkuchens eine solche Haut bildet, als Mammalia deciduata oder kurzweg als Deciduata zusammen und stellt ihnen die übrigen Säugethiere, mit deren Placentabildung wir uns soeben beschäftigt haben, als die Indeciduata gegenüber.

Bei den Säugethieren mit einer Decidua haben wir zwei Untertypen der Placenta zu unterscheiden, eine ringförmige und eine scheibenförmige, eine Placenta zonaria und discoidea.

Die Placenta zonaria ist den Raubthieren eigenthümlich. Die Eiblase besitzt hier gewöhnlich eine tonnenförmige Gestalt. Mit Ausnahme der beiden Pole, die eine glatte Oberfläche behalten, ist das Chorion in einer gürtelförmigen Zone mit zahlreichen Zotten bedeckt, die nach Art eines Baumes noch mit seitlichen Aesten besetzt sind. In die verdickte Schleimhaut der Gebärmutter senken sich die verästelten Chorionzotten in verschiedenen Richtungen hinein, so dass auf

den Durchschnitten das Bild einer **unregelmässigen Durchflechtung** entsteht (Fig. 117). — Dabei findet auch hier ebensowenig wie bei den Indeciduaten nach den übereinstimmenden Angaben von Turner und Ercolani ein Eindringen in Uterindrüsen statt.

Das Cylinderepithel (*e'*) der mütterlichen Schleimhaut (*M*) erhält sich und bildet eine Grenze zwischen den Zotten (*V*) und den **mütterlichen Blutgefässen** (*d'*), **die sich zu Hohlräumen drei bis viermal so weit als die foetalen Capillaren** (*d*) **ausgedehnt haben.** Diese Ausweitung der mütterlichen Blutbahn ist für die Placentabildung bei den Deciduaten im Gegensatz zu derjenigen der Indeciduaten bedeutungsvoll.

Die zweite Form, die **scheibenförmige Placenta**, ist den Nagethieren, den Insectivoren, den Fledermäusen und Halbaffen, den Affen und dem Menschen eigenthümlich. Hier ist der zur Placentabildung verwandte Theil der Chorionoberfläche klein; zum Ausgleich hierfür aber sind die Zottenbäume (Fig. 118 *F*) am kräftigsten entwickelt; die Verbindung zwischen Placenta uterina (*M*) und foetalis

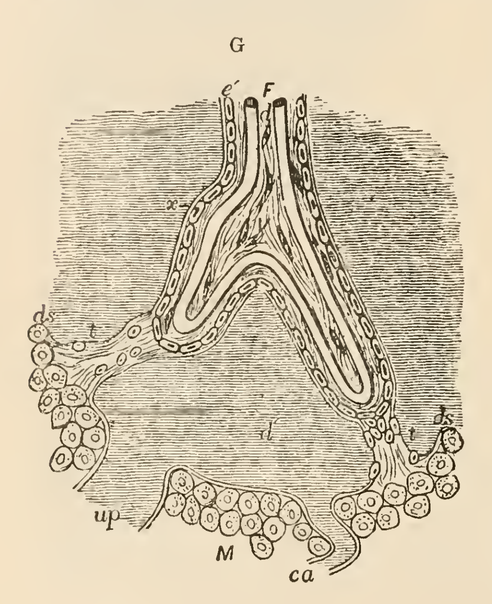


Fig. 118. Schematische Darstellung des feineren Baues der menschlichen Placenta nach der Hypothese von Turner.

F foetale, *M* mütterliche Placenta; *e'* Epithel der mütterlichen Placenta; *d* foetale, *d'* mütterliche Blutgefässe; *V* Zotte; *ds* Decidua serotina der menschlichen Placenta; *t, t* Trabekel der Serotina nach den foetalen Zotten hin verlaufend; *ca* gewundene Arterie, die sich in den Blutraum *d'* einsenkt; *up* eine aus ihm das Blut abführende Uteroplacentalvene; *x* eine nach aussen von der Epithelschicht *e'* sich ausbreitende Fortsetzung des mütterlichen Gewebes auf die Zotte, welches entweder das Endothel der mütterlichen Blutgefässe, oder ein zartes zur Serotina gehöriges Bindegewebe oder beides zugleich repräsentirt. Die Schicht *e'* besteht jedenfalls aus mütterlichen von der Serotina herstammenden Zellen. Die foetale Epithelschicht ist an den Zotten der völlig ausgebildeten menschlichen Placenta nicht mehr zu sehen.

(*F*) ist die innigste; die mütterlichen Bluträume (*d'*), beim Affen und beim Menschen wenigstens, sind wie sonst nirgends colossal ausgeweitet, so dass die Chorionzotten (*F*) in sie direct hineingesenkt zu sein und unmittelbar von mütterlichem Blut umspült zu werden scheinen.

Da wir uns im nächsten Capitel mit der menschlichen Placenta, welche diesem Typus angehört, ausführlicher beschäftigen werden, mögen einstweilen diese wenigen Bemerkungen genügen.

Ich schliesse diesen Abschnitt mit einem Hinweis auf die hohe systematische Bedeutung der embryonalen Anhangsorgane der Wirbelthiere. Dieselben bieten, wie wir gesehen haben, in den einzelnen Classen so grosse und auffällige Verschiedenheiten dar, dass eine Verwerthung derselben für die Systematik, wie es von Milne Edwards, Owen und Huxley insbesondere geschehen ist, nahe lag.

Alle niederen Wirbelthiere, Amphioxus, Cyclostomen, Fische, Dipneusten und Amphibien, erhalten entweder gar kein Anhangsorgan oder einzig und allein als Ausstülpung des Darmrohrs einen Dottersack. Die Embryonen der Reptilien, Vögel und Säugethiere dagegen werden noch in zwei vergängliche, nur dem Embryonalleben eigenthümliche Häute eingehüllt, in das Amnion und in die seröse Hülle. Man hat sie daher als die Amnionthiere oder Amnioten zusammengefasst und ihnen die oben genannten Classen als Amnionlose oder Anamnia gegenübergestellt.

Unter den Amnionthieren ist wieder eine Zweitheilung vorzunehmen; auf der einen Seite stehen die Eier legenden Reptilien und Vögel, die HUXLEY zu den Sauropsiden vereinigt, auf der andern Seite die Säugethiere, bei welchen sich die Eier in der Gebärmutter entwickeln und nach der Geburt die Jungen noch durch das Secret von Milchdrüsen ernährt werden.

Bei den Säugethieren nehmen die Eihäute, indem sie sich mit der Schleimhaut der Gebärmutter zu einem Ernährungsorgan verbinden, eine noch complicirtere Beschaffenheit an und zeigen Modificationen, die sich wieder vortrefflich systematisch verwerthen lassen.

Bei Monotremen und Beutelthieren behält die äussere Eihaut nahezu eine glatte Oberfläche, wie bei den Reptilien und Vögeln; bei allen übrigen entstehen auf der Oberfläche des Chorion Zotten, welche in die mütterliche Schleimhaut hineinwachsen. Die einen hat OWEN als Implacentalia, die übrigen als Placentalia bezeichnet. Besser sind die von KÖLLIKER hierfür eingeführten Bezeichnungen Achoria und Choriata.

Bei den Choriata ist die Verbindung der Zotten mit der Schleimhaut entweder eine lockere oder eine feste; es bildet sich dementsprechend keine sich ablösende Schicht der Schleimhaut der Gebärmutter aus, keine Decidua, oder es entsteht eine solche in Folge innigerer Durchwachsung der Placenta uterina und der Placenta foetalis. Wir erhalten so die Mammalia indeciduata und die Mammalia deciduata. In jeder Abtheilung gibt es wieder zwei Untertypen der Zottenbildung. Bei den Indeciduaten sind die Zotten entweder gleichmässig über die Oberfläche vertheilt, oder sie sind zu mehr oder minder zahlreichen Gruppen (Placenten oder Cotyledonen) vereinigt, welche durch glatte Strecken des Chorion von einander getrennt werden. Bei den Deciduaten ist bei einem Theil die Placenta gürtelförmig, bei einem andern Theil scheibenförmig gestaltet.

Zusammenfassung.

1) Bei den Säugethieren entwickelt sich in ähnlicher Weise wie bei den Reptilien und Vögeln ein Dottersack, ein Amnion, eine seröse Hülle, eine Allantois.

2) Mit Ausnahme der Monotremen und Beutelthiere bildet sich die seröse Hülle zu einem Chorion um, indem sie Zotten nach aussen hervortreibt und indem die mit den Nabelgefässen versorgte Bindegewebsschicht der Allantois sich an ihrer Innenfläche ausbreitet und in die Zotten eindringt.

3) Bei einem Theil der Säugethiere wandeln sich einzelne Stellen der serösen Hülle, an welchen die Zotten mächtiger wuchern, Seitenäste treiben und sich in entsprechende Gruben der Schleimhaut der Gebärmutter einsenken, zu einer Placenta oder einem Mutterkuchen um, (Cotyledon genannt, wenn ihrer viele an einem Chorion entstanden sind).

4) Am Mutterkuchen (Cotyledon) unterscheidet man

a) eine Placenta foetalis, d. h. den Theil des Chorion, der die Zottenbüschel entwickelt hat,

b) eine Placenta uterina, d. h. den Theil der Schleimhaut der Gebärmutter, der gewuchert und mit Vertiefungen zur Aufnahme der Placenta foetalis versehen ist.

5) Foetaler und mütterlicher Theil des Mutterkuchens können sich untereinander fester verbinden, was zur Folge hat, dass bei der Geburt auch eine grössere oder kleinere Strecke von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestossen und als hinfällige Haut oder Decidua bezeichnet wird.

5) Auf Grund der Beschaffenheit der Eihüllen lässt sich folgende Eintheilung der Wirbelthiere aufstellen:

I. Anamnia, Amnionlose.
(Amphioxus, Cyclostomen, Fische, Amphibien).

II. Amnioten. Amnionthiere (mit Dottersack, Amnion, seröser Hülle, Allantois).

A. Sauropsiden. Eierlegende Amnionthiere.
Reptilien und Vögel.

B. Säugethiere. Eier entwickeln sich bei allen mit Ausnahme der Monotremen in der Gebärmutter.

a) Achoria. Die seröse Hülle entwickelt keine oder nur wenige Zotten.
Monotremen.
Beutelthiere.

b) Choriata. Die seröse Hülle wird zur Zottenhaut oder Chorion.

Mammalia non deciduata.

1) Mit gleichmässig zerstreuten Zotten.
Suidae, Perissodactyla, Hippopotamidae, Tylopoda, Tragulidae, Cetaceae etc.

2) Placentalia. Die seröse Hülle ist streckenweise zu einem Mutterkuchen umgebildet.
α. Zahlreiche Cotyledonen.
Ruminantes (Wiederkäuer).

Mammalia deciduata.

β. Placenta zonaria.
Carnivoren.
γ. Placenta discoidea.
Affen, Nagethiere, Insectivoren, Fledermäuse.

Literatur.

Van Beneden *et* Charles Julin. *Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères (Lapin et Cheiroptères). Archives de Biologie Tome V.* 1884.

W. H. Caldwell. *Eierlegen der Monotremen. Referat in Schwalbe's Jahresbericht.* 1886. *pag.* 507.

Derselbe. On the arrangement of the embryonic membranes in marsupial animals. Quart. Journ. of microsc. science. 1884.

Eschricht. *De organis quae nutritioni et respirationi foetus mammalium inserviunt. Hafniae* 1837.

Godet. *Recherches sur la structure intime du placenta du lapin. Inaugural-Dissertation. Neuveville* 1877.

W. Haacke. *Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix. Zoologischer Anzeiger* 1884.

C. K. Hoffmann. *Ueber das Amnion des zweiblätterigen Keimes. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII.*

Kölliker. *Entwicklungsgeschichte des Menschen u. der höheren Thiere.* 1879. *Seite* 261—263 *u.* 360—361.

H. Milne Edwards. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris.* 1870.

Julius Mauthner. *Ueber den mütterlichen Kreislauf in der Kaninchenplacenta mit Rücksicht auf die in der Menschenplacenta bis jetzt vorgefundenen anatomischen Verhältnisse. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Math. naturw. Classe. Bd. LXVII.* 3. *Abth.* 1873.

H. F. Osborn. *Observations upon the foetal membranes of the opossum and other marsupials. Quart. Journal of microsc. science. Vol. XVIII.* 1883.

R. Owen. *Description of an impregnated uterus and of the uterine ova of Echidna hystrix. Annals and magaz. of nat. hist.* 1884.

Slavjansky. *Die regressiven Veränderungen der Epithelialzellen in der serösen Hülle des Kanincheneies. Berichte über die Verhandlungen der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Math. phys. Classe.* 1872. *Seite* 247—252.

H. Strahl. *Die Dottersackwand u. der Parablast der Eidechse. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLV.*

Turner. *On the Placentation of the Apes with a Comparison of the Structure of their Placenta with that of the Human Female. Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* 1878. *Vol.* 169. *Part. I.*

Derselbe. Some general Observations on the Placenta with especial reference to the Theory of Evolution. The Journal of Anatomie and Physiology. 1877.

Hans Virchow. *Ueber das Epithel des Dottersackes im Hühnerei. Dissertation. Berlin.* 1875.

Zahlreichere Literaturangaben über Eihäute der Säugethiere finden sich **Hoffmann**: *Grondtrekken der vergelijkende ontwikkelingsgeschiedenis etc.* 1884.

DREIZEHNTES CAPITEL.

Die menschlichen Eihüllen.

Die Erforschung der ersten Entwicklungsstadien des Menschen, die sich in den vier Anfangswochen der Schwangerschaft vollziehen, ist mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden. Nur sehr ausnahmsweise gelangt der embryologische Forscher in den Besitz junger menschlicher Eier, sei es, dass dieselben bei einer Sektion in der Gebärmutter gefunden wurden oder als Fehlgeburten in die Hände eines Arztes geriethen. In letzterem Falle sind die Eier oftmals schon längere Zeit in der Gebärmutter abgestorben gewesen und in Folge dessen in Zersetzung begriffen. Endlich verlangt die gute Conservirung und genaue Untersuchung der kleinen und zarten Objecte einen nicht geringen Grad von Geschicklichkeit.

So erklärt es sich, dass wir über den Befruchtungs- und Furchungsprocess, die Keimblätterbildung, die erste Anlage der Körperform, einer grossen Anzahl von Organen und der Eihüllen keine einzige den Menschen betreffende Beobachtung besitzen. Ueber diesen ganzen Zeitabschnitt sind wir auf Schlüsse angewiesen, die sich aus der Entwicklung anderer Säugethiere ergeben. So nehmen wir an, dass die Befruchtung normaler Weise in dem erweiterten Anfangstheile der Eileiter stattfindet, dass hier Samenfäden, die sich vielleicht Tage und Wochen lang in den weiblichen Geschlechtsorganen lebend erhalten, das aus dem Eierstock austretende Ei erwarten, dass letzteres bereits gefurcht in die Höhle der Gebärmutter eintritt, sich in der Schleimhaut festsetzt und in den ersten Wochen der Schwangerschaft Keimblätter, die äussere Körperform und die Eihüllen nach den für die Säugethiere bekannten Regeln bildet.

Einige, wenn auch sehr dürftige Anhaltspunkte gewinnen wir erst vom Ende der zweiten Woche an, da in der Literatur eine geringe Anzahl meist von Fehlgeburten herrührender Eier beschrieben worden sind, deren Alter man auf 12 bis 15 Tage geschätzt hat. Hierher gehören zwei von All. Thompson beschriebene Eier und die von Schröder v. d. Kolk, Hennig, Reichert, Breuss, Beigel und Löwe, sowie von Ahlfeld, Kollmann und Fol publicirten Fälle. Die Keimblasen maassen 5—6 mm im Durchmesser.

Bei kritischer Vergleichung der Befunde können wir zwei Thatsachen als sicherstehend betrachten.

Erstens. Am Ende der zweiten Woche liegt die Keimblase nicht mehr frei in der Höhle der Gebärmutter, sondern ist in eine besondere, durch Wucherung der Schleimhaut entstandene Kapsel eingeschlossen.

Ueber die Bildung derselben hat man seither keine Beobachtung zu machen Gelegenheit gehabt. Einer Hypothese SHARPEY'S folgend, welche durch REICHERT etwas modificirt worden ist, nimmt man jetzt allgemein an, dass das Ei bei seinem Eintritt in die Gebärmutter sich in eine Vertiefung der gewulsteten und in Umbildung zur Decidua begriffenen Schleimhaut einbettet. Die Ränder der Grube wachsen hierauf bald um die Keimblase rings herum und verschmelzen unter einander zu einer geschlossenen Fruchtkapsel. Die Verschmelzung findet an einer der Anheftung gegenüberliegenden Stelle statt, die als narbenähnlich bezeichnet worden ist und der Gefässe entbehrt, während solche ebenso wie die Uterindrüsen im übrigen Theil der herumgewucherten Schleimhaut vorkommen. In dem Behälter liegt die Keimblase jetzt und noch bis in den Anfang des zweiten Monats locker eingeschlossen, so dass sie nach seiner Eröffnung leicht und ohne Verletzung herausgelöst werden kann.

Während bei den Säugethieren nur derjenige Theil der Gebärmutterschleimhaut, welcher zur Placentabildung beiträgt, abgestossen wird, findet beim Menschen eine viel ausgebreitetere Abstossung der

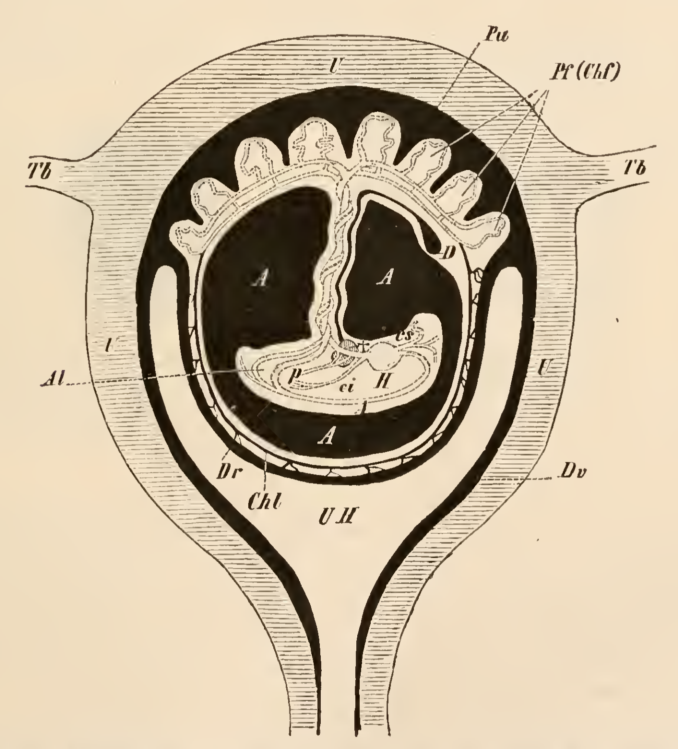


Fig. 119. Schematisches Durchschnittsbild durch die schwangere Gebärmutter des Menschen aus WIEDERSHEIM.

U Gebärmutter; *Uh* Höhle derselben; *Tb* Tube; *Dv*, *Dr* Decidua vera, Dec. reflexa; *Pu* Placenta uterina (Decidua serotina); *Pf* Placenta foetalis oder Chorion frondosum (*Chf*); *Chl* Chorion laeve; *A* mit Fruchtwasser erfüllte Höhle des Amnion; *D* Dotterbläschen; im Embryo sieht man die Nabelgefässe (*Al*), † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber; *H* das Herz; *A* die Aorta; *ci* und *cs* die Vena cava inferior und superior; *p* Vena portarum.

oberflächlichsten Schicht, nämlich an der ganzen Innenfläche der Uterushöhle statt. Man bezeichnet auch hier den sich ablösenden Theil als hinfällige Haut oder Decidua und unterscheidet an ihr drei Bezirke (Fig. 119), den um die Eiblase herumgeschlagenen Theil als Decidua reflexa (*Dr*), den Theil, welcher den Grund der Grube bildet, in der sich das Ei festgesetzt hat, als Decidua serotina (*Pu*) und den übrigen Theil als Decidua vera (*Dv*).

In der Reflexa lernen wir eine Bildung kennen, die in dieser vollständigen Weise nur den Menschen und Affen zukommt, während Anfänge einer solchen auch in anderen Abtheilungen wie z. B. bei den Carnivoren, sich finden. Da die Fruchtkapsel Anfangs die Höhle der Gebärmutter nicht vollständig ausfüllt, bleibt zwischen der Reflexa und Vera ein mit Schleim erfüllter Raum übrig.

Ein zweites und in mancher Hinsicht auffälliges Ergebniss ist, dass bei den so jungen und kleinen Keimblasen, wie alle Befunde in übereinstimmender Weise lehren, bereits ein wohlentwickeltes und zottenreiches Chorion angelegt ist.

Die Zotten sind entweder schon über die ganze Oberfläche des Eies verbreitet oder sie lassen, wie in dem Reichert'schen Fall (Figur 120 *A* u. *B*) zwei entgegengesetzte Pole der Keimblase frei. Sie erreichen eine Länge von 1 mm und stellen theils einfach cylindrische Erhebungen dar, theils sind sie schon mit seitlichen Aesten besetzt.

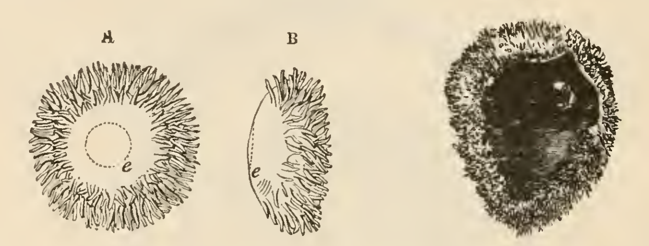


Fig. 120. Das menschliche Ei auf früher Entwicklungsstufe. (Aus Quain's Anatomy.) *A* u. *B* Vorder- und Seitenansicht eines von Reichert abgebildeten menschlichen Eies von 12—13 Tagen. *e* Der von Reichert als Embryonalfleck bezeichnete Theil.
C Ein Ei von 4 bis 5 Wochen, den allgemeinen Character der Zottenhaut vor der Bildung der Placenta zeigend. Ein Theil der Wandung des Eies ist entfernt, um den Embryo in situ zur Ansicht zu bringen. (Nach Allen Thompson.)

Mit der Decidua sind sie an keiner Stelle Verwachsungen eingegangen. Wie das Chorion selbst, bestehen sie aus zwei Schichten, aus einer oberflächlichen, von der serösen Hülle abstammenden Epithellage, über welche namentlich Ahlfeld und Kollmann sehr bestimmte und zuverlässige Angaben gemacht haben, und aus einer Schicht von embryonalem Gallertgewebe, welches sich in die Axe der Zotten hineinerstreckt und schon hie und da auch Blutgefässe zu führen scheint.

Leider haben wir durch die Untersuchung dieser jüngsten aller menschlichen Embryonen über die im Inneren des Chorion gelegenen Gebilde, über die übrigen Eihäute und die Embryonalanlage selbst nichts erfahren. Entweder waren die Eier schon mehr oder minder pathologisch verändert, oder es war der Inhalt in Folge der Conservirung und bei der Präparation in erheblicher Weise beschädigt worden. Jedenfalls glaube ich mit andern Forschern aus dem Zustand des Chorion schliessen zu dürfen, dass der Embryo sich schon auf einem

vorgerückteren Stadium, in welchem Keimblätter, Dottersack und Amnion gebildet waren, befunden haben müsse.

Die eben gemachte Annahme liegt um so näher, als von Keimblasen, die nur um wenige Millimeter grösser waren, schon wohl entwickelte Embryonen von COSTE, ALLEN THOMSON und HIS beschrieben worden sind. In diesen Fällen ist der Embryo nur mit dem Kopfende etwas deutlicher vom Dottersack abgesetzt, der fast in ganzer Ausdehnung mit der Darmanlage zusammenhängt. Das Nervenrohr ist noch nicht geschlossen, das Amnion aber trotzdem vollständig vorhanden, und zwar liegt es dem embryonalen Körper fast unmittelbar auf und steht am hinteren Ende desselben mit dem Chorion durch einen kurzen Strang in Verbindung, der zu der Anlage der Allantois Beziehung hat und von HIS Bauchstiel genannt worden ist.

Auch bei dem (Fig. 121) abgebildeten nur wenig älteren Embryo von COSTE, bei welchem das Nervenrohr geschlossen, der Leib deutlich segmentirt (*us*), der Kopf mit Visceralbogen (*vb*) versehen und hinter ihm das Herz (*h*) zu erkennen und der Dottersack (*ds*) weiter abgeschnürt

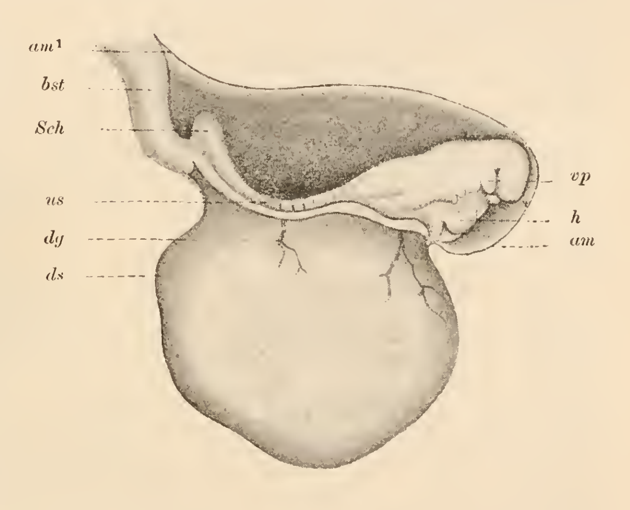


Fig. 121. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Bauchstiel von 15—18 Tagen nach COSTE aus HIS (Menschliche Embryonen).

HIS hat das untere Körperende gegen das Original etwas gedreht, um das in COSTE's Figur 4 von links her dargestellte Körperende zur Anschauung zu bringen. Das Chorion ist abgetrennt bei *am*¹. *am* Amnion, *am*¹ die in einen Zipfel verlängerte Ansatzstelle des Amnion an das Chorion; *bst* Bauchstiel; *Sch* Schwanzende; *us* Ursegmente; *dg* Dottergefässe; *ds* Dottersack; *h* Herz; *vb* Visceralbogen.

ist, findet sich ein kurzer Bauchstiel (*bst*) vor. Er setzt sich aus dem in einen Zipfel ausgezogenen Amnion (*am*¹) und aus einem Bindegewebsstrang zusammen, der von der Bauchfläche des Embryo und aus der Beckendarmhöhle entspringt und in seinem Anfang einen kleinen Hohlraum (die Allantois) einschliesst und die Allantoisgefässe aus der Beckendarmhöhle zum Chorion heranführt.

Der Strang ist eine in seiner Bedeutung noch nicht ganz aufgeklärte, für den menschlichen Embryo characteristische Bildung. KÖLLIKER und HIS haben eine etwas verschiedene Erklärung derselben gegeben. KÖLLIKER bringt den Strang mit der Allantoisentwicklung in Verbindung. Er lässt die Anlage dieses wichtigen embryonalen Anhanges, wie bei anderen Säugethieren, am Enddarm des Embryo entstehen und als einen dicken, gefässreichen Bindegewebswulst mit engem, kurzem Epithelrohr an die seröse Hülle herantreten, ohne vorher eine grössere Epithelblase in sich zu entwickeln. Dann lässt er den bindegewebigen Theil des kurzen Allantoisstranges oder des Bauchstieles an

der ganzen Innenseite der serösen Hülle herumwuchern und in die Epithelzotten hineinwachsen.

His hält „gegenüber den thatsächlichen Befunden die Annahme, dass der menschliche Embryo sich von dem zum Chorion verwendbaren Theil der Eiblase erst trenne und nachträglich wieder durch die Allantoisanlage mit ihm zusammentrete“, für ungerechtfertigt. Er lässt sich die Embryonalanlage beim Menschen überhaupt niemals vom Chorion ganz abschnüren, wie bei den übrigen Säugethieren, und sieht in dem Bauchstiel „das niemals unterbrochene Uebergangsstück der embryonalen Anlage zum Choriontheil der ursprünglichen Keimblase“. Nach ihm hat die Allantois beim menschlichen Embryo mit der Bildung des Bauchstieles nichts zu thun.

Keine von beiden Erklärungen scheint mir ganz zutreffend zu sein. Nach meiner Ansicht lässt sich die vorliegende Bildung in einer den thatsächlichen Befunden sich völlig anschliessenden und zugleich zwischen Kölliker und His vermittelnden Weise erklären.

Wie der Coste'sche Embryo zu lehren scheint, hängt die Entstehung des Bauchstiels in erster Reihe mit einer etwas abweichenden Bildung des Amnion zusammen. Aus dem Umstand, dass es nach hinten zipfelförmig (Fig. 121 *am*') ausgezogen ist und mit der Spitze bis an's Chorion heranreicht, geht hervor, dass sein Verschluss beim menschlichen Embryo ganz am hinteren Ende des Körpers stattfindet und dass dabei gleichzeitig an der Verschlussstelle sich eine Verbindung mit dem Chorion erhält. Es bleibt also nicht die Embryonalanlage selbst, wie His meint, mit dem Chorion direct in Zusammenhang, sondern nur indirect durch Vermittelung des Amnion.

In zweiter Reihe betheiligt sich an der Bildung des Bauchstiels die Allantois, deren beim Menschen etwas abweichende Entwicklung vielleicht mit der eben erwähnten Eigenthümlichkeit in der Bildung des Amnion in einem inneren Zusammenhang steht. Es ist daher hier am Platze, etwas näher auf die im letzten Jahrzehnt lebhaft erörterte Allantoisfrage beim Menschen einzugehen.

Da bei den Säugethieren die Allantois (Fig. 122 *al*) eine grosse gestielte Blase darstellt, die aus dem Bauchnabel herauswuchert, bis sie sich an die seröse Hülle (*sz*) anlegt und ihr nebst Bindegewebe die Nabelgefässe zuführt, war man immer und immer wieder bemüht, eine solche Bildung auch bei menschlichen Embryonen aufzufinden. Der Beweis ihrer Existenz beim Menschen schien durch einen frühzeitigen Embryo geliefert zu sein, an welchem Krause eine kugelige, sackförmige Allantois beschrieb.

Der Krause'sche Embryo bietet aber in verschiedener Hinsicht solche Abweichungen von anderen bekannten menschlichen Embryonen des entsprechenden Stadiums dar, dass von vielen Seiten die Angaben mit grossem Zweifel aufgenommen wurden und von His die Vermuthung ausgesprochen werden konnte, es handele sich in diesem Falle überhaupt nicht um einen menschlichen Embryo.

Bei kritischer Prüfung des einschlägigen Materials bin ich gleichfalls der Ansicht, dass es beim Menschen nicht zur Entwicklung einer frei aus der Leibeshöhle heraushängenden Allantoisblase kommt.

Wie aus den schönen Untersuchungen menschlicher Embryonen von

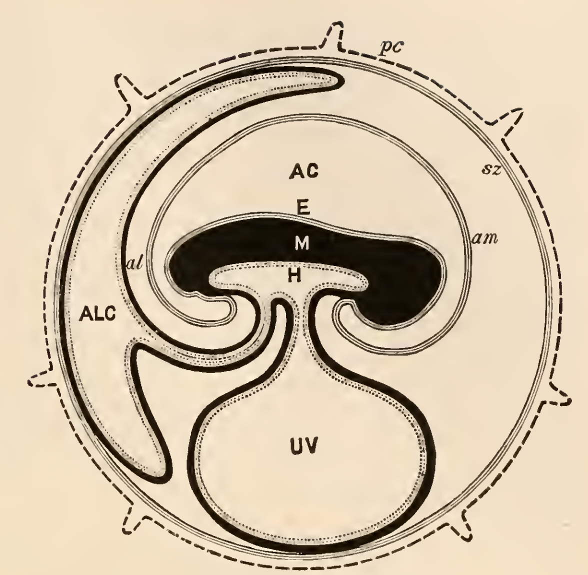


Fig. 122. Schema der Eihäute eines Säugethieres, nach Turner.

pz Zona pellucida mit Zotten; *sz* seröse Hülle; *am* Amnion; *AC* Amnionhöhle; *UV* Dottersack; *al* Allantois; *ALC* Allantoishöhle; *E* äusseres Keimblatt; *M* mittleres Keimblatt; *H* Darmdrüsenblatt.

His hervorgeht, findet man an Querdurchschnitten den Bauchstiel zusammengesetzt:

1) aus der zipfelförmigen Verlängerung des Amnion,
2) unterhalb derselben aus reichlich entwickeltem, embryonalem Bindegewebe,
3) aus der Allantoisanlage, die nur einen sehr engen, von Epithel ausgekleideten Gang darstellt,
4) aus den Nabelgefässen, von welchen die Arterien dem Allantoisgang dicht anliegen, während die Venen näher dem Amnion verlaufen.

Bei der Frage, wie sind diese Theile entstanden, scheint mir die naturgemässeste Erklärung diejenige, welche sich an die von anderen Säugethieren bekannten Verhältnisse anschliessen lässt. Es ist nun ein solcher Anschluss möglich bei folgender Annahme:

Sehr frühzeitig, wenn der Enddarm sich eben anzulegen beginnt, entsteht an seiner ventralen Seite als Anlage der Allantois ein zellenreicher Höcker, der nur eine kleine Ausstülpung des Darmdrüsenblattes einschliesst. Der Allantoishöcker wächst aber nicht frei, wie bei den übrigen Säugethieren (Fig. 122 *al*) in die Leibeshöhle hinein, sondern wuchert an der ventralen Beckenwand und von der Umschlagsstelle derselben in das Amnion an der ventralen Wand des letzteren (Fig. 121 *am*[1]) bis zur Anheftungsstelle am Chorion hin. Die Ausstülpung des Darmdrüsenblattes verlängert sich hierbei zum engen Allantoisgang, die mächtigere Bindegewebswucherung führt die Nabelgefässe mit sich zum Chorion heran, breitet sich dann in der bekannten Weise an seiner Innenfläche aus und dringt in die Zotten der serösen Hülle hinein.

Es benutzt also die Allantois bei ihrer Entwicklung, anstatt frei an die seröse Hülle heranzuwachsen, die schon vorhandene Verbindung, welche zwischen ihr und dem Embryo durch das zipfelförmig verlängerte Amnion (*am*[1]) hergestellt wird. Dieser Entwicklungsmodus aber lässt sich vielleicht daraus herleiten, dass das hintere Ende des

Embryo beim Menschen, wie Figur 121 zeigt, durch die Nahtstelle des Amnion dicht an der serösen Hülle fixirt ist, wodurch die Allantois bis zu dieser nur eine kurze Strecke zu wuchern hat.

Ihr frühzeitiges Auftreten endlich wird uns auch verständlich erscheinen, wenn wir uns daran erinnern, dass Organe von hoher physiologischer Wichtigkeit im Allgemeinen die Tendenz zu einer beschleunigteren Entwicklung haben, und dass in der Reihe der Säugethiere die Vorkehrungen zur Ernährung des Embryo durch eine Placenta immer vollkommener werden.

Während über die ersten Anfänge der menschlichen Entwicklung noch viel Dunkel verbreitet ist, besitzen wir befriedigendere Einblicke in die Veränderungen, welche die embryonalen Hüllbildungen beim Menschen von der dritten Woche an erleiden.

Wir wollen von jetzt ab jede einzelne Eihülle für sich betrachten, zuerst die aus der Keimblase sich entwickelnden Gebilde: 1) das Chorion, 2) das Amnion, 3) den Dottersack, alsdann 4) die von der Schleimhaut der Gebärmutter gelieferten Deciduae, endlich 5) den Mutterkuchen und 6) die Nabelschnur.

1. Das Chorion.

Das Chorion ist in den ersten Wochen der Schwangerschaft nicht allein auf seiner ganzen Oberfläche mit Zotten bedeckt, die sich verästeln (Fig. 112[5] Seite 173 u. Fig. 120), sondern auch mit Endästen der Nabelgefässe versehen. Nachdem das Wachsthum des Chorion eine Zeit lang gleichmässig fortgeschritten ist, beginnen vom Anfang des dritten Monats an sich Unterschiede auszubilden zwischen dem Theil, welcher der Uteruswand, die zur Decidua serotina wird, direct anliegt, und zwischen dem übrigen grösseren Theil, welcher von der Decidua reflexa umwachsen worden ist (Fig. 123). Während an diesem die Zotten (*z'*) in ihrem Wachsthum einen Stillstand erfahren, nehmen sie an jenem ausserordentlich an Grösse zu und gestalten sich zu langen und an ihrer Basis dicken, baumartig verzweigten Gebilden

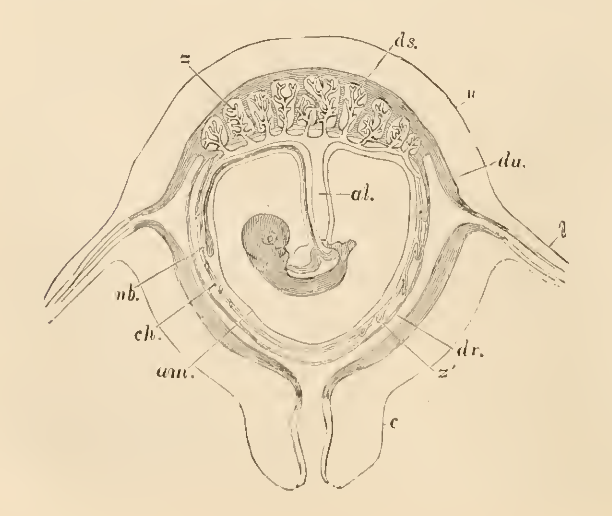


Fig. 123. Schematischer Schnitt durch die schwangere menschliche Gebärmutter mit darin liegendem Embryo nach LONGET (aus BALFOUR).

al Allantoisstiel; *nb* Nabelbläschen; *am* Amnion; *ch* Chorion; *ds* Decidua serotina; *du* Decidua vera; *dr* Decidua reflexa; *l* Eileiter; *c* cervix uteri; *u* Uterus; *z* Zotten der Placenta foetalis; *z'* Zotten des Chorion laeve.

(*z*) um, die weit über die Oberfläche der sie tragenden Membran, zu Büscheln vereint, hervorspringen und in Gruben der mütterlichen Schleimhaut (*ds*) hineingewachsen sind. Man unterscheidet daher diesen Theil, mit dem wir uns bei Untersuchung der reifen Placenta noch genauer beschäftigen werden, als Chorion frondosum von dem übrigen grösseren Abschnitt, dem Chorion laeve oder dem glatten Chorion.

Der Ausdruck „glattes Chorion" ist streng genommen nicht zutreffend. Zöttchen sind ja Anfangs über die ganze Oberfläche gleichmässig verbreitet. Aber später sind dieselben, da das Chorion als Ganzes sich sehr ausgedehnt hat, auf der sie tragenden Membran weiter auseinandergerückt und durch grosse, vollständig glatte Zwischenräume getrennt; auch sind sie bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge wegen ihrer geringen Grösse kaum wahrnehmbar.

Die kleinen Zöttchen (Fig. 123 *z'*) sind auf späteren Stadien in die Decidua reflexa (*dr*) hineingewuchert und haben sich mit ihr fester vereinigt. Eine Ablösung der Keimblase aus der Fruchtkapsel wird daher vom 3. Monat an immer schwieriger und ist ohne theilweise Zerreissungen nicht mehr möglich. In den letzten Monaten der Schwangerschaft (Fig. 127) sind Decidua reflexa (*Dr*) und Chorion laeve (*ch*) in ganzer Ausdehnung vollständig verwachsen.

Gleichzeitig hat sich noch ein zweiter Gegensatz zwischen Chorion frondosum und Chorion laeve ausgebildet. Im Bereich des letzteren beginnen die von den Arteriae umbilicales abstammenden Blutgefässe mehr und mehr zu verkümmern, während ersteres immer reicher mit Blutgefässen versorgt wird und schliesslich allein die Endausbreitung der Arteriae umbilicales trägt. So wird der eine Abschnitt gefässleer, der andere ausserordentlich gefässreich und Ernährungsorgan des Embryo.

In histologischer Hinsicht besteht das Chorion laeve, das bei Betrachtung von der Fläche dünn und durchscheinend ist, 1) aus einer Bindegewebsmembran, die vom Bindegewebe der Allantois abstammt, und 2) aus einer Epitheldecke, welche mit der ursprünglichen serösen Hülle identisch ist.

Die bindegewebige Membran besitzt zuerst die Charactere des embryonalen Schleimgewebes, zeigt daher in einer homogenen Grundsubstanz verzweigte sternförmige Zellen. Später wandelt sich das Schleimgewebe wie an anderen Stellen des Körpers in faseriges Bindegewebe um.

Das Epithel wird nach den Angaben von Kölliker aus Pflasterzellen zusammengesetzt, die an manchen Stellen mehrfach übereinander geschichtet sind, sich hie und da bis zum Ende der Schwangerschaft erhalten und gewöhnlich sich in mehr oder weniger weit vorgeschrittener Fettmetamorphose befinden.

Die vom Chorion umschlossenen embryonalen Anhänge, Amnion und Dottersack, erleiden beim Menschen während der Schwangerschaft folgende Veränderungen:

2. Das Amnion.

Das Amnion (*am*) liegt gleich nach seiner Entstehung der Oberfläche des Embryo (Fig. 124) dicht auf, dehnt sich aber bald aus, indem sich Flüssigkeit, der Liquor amnii, in seiner Höhle ansammelt

(Fig. 112, 5). Es vergrössert sich in weit stärkerem Maasse als bei anderen Säugethieren, bei denen es oft kleiner als die Allantoisblase angetroffen wird (vergl. Eihüllen des Kaninchens, Figur 113), und füllt schliesslich beim Menschen die ganze Eiblase aus, indem es sich überall der Innenwand des Chorion (*ch*) dicht anschmiegt (Fig. 123).

Seine Wand ist ziemlich dünn und durchscheinend und besteht wieder, wie das Chorion, aus einer Epithel- und einer Bindegewebsschicht.

Das Epithel, aus dem äusseren Keimblatt der Embryonalanlage hervorgegangen, kleidet die Amnionhöhle von innen aus und geht am Hautnabel in die Epidermis des Embryo über; an der Uebergangsstelle ist es geschichtet, sonst eine einfache Lage von Pflasterzellen. Die Bindegewebsschicht ist dünn und hängt am Nabel mit der Lederhaut zusammen.

Das Amnion- oder Fruchtwasser ist schwach alkalisch und enthält etwa 1 $^0/_0$ feste Bestandtheile, unter welchen Eiweiss, Harnstoff und Traubenzucker gefunden werden. Seine Menge ist im sechsten Monat der Schwangerschaft am bedeutendsten und beträgt oft nicht weniger als ein Kilo, hierauf nimmt es bis zur Geburt etwa um die Hälfte in demselben Maasse ab, als der Embryo durch ein stärkeres Wachsthum mehr Raum für sich beansprucht. Unter abnormen Verhältnissen kann die Ausscheidung des Fruchtwassers eine noch bedeutendere werden und unter beträchtlicher Ausdehnung des Amnion zu Zuständen führen, die man als Wassersucht desselben oder als Hydramnion bezeichnet hat.

3. Der Dottersack.

Der Dottersack oder das Nabelbläschen (Vesicula umbilicalis) schlägt beim Menschen eine entgegengesetzte Entwicklungsrichtung als das sich immer mehr vergrössernde Amnion ein und schrumpft zu einem der Beobachtung sich leicht entziehenden Gebilde zusammen.

Bei den menschlichen Früchten der zweiten und dritten Woche (Fig. 124) füllt der Dottersack (*ds*) die Keimblase etwas mehr als zur Hälfte aus und ist von dem noch als Rinne vorhandenen Darm nicht abgegrenzt.

An etwas älteren Embryonen sehen wir ihn durch einen dicken Stiel oder Dottergang mit der Mitte der jetzt zum Rohr umgewandelten Darmanlage verbunden. Durch die Vasa omphalomesenterica wird er mit Blut versorgt.

In der sechsten Woche ist der Dottergang oder Ductus omphaloentericus zu einem langen, dünnen Rohr ausgewachsen, welches früher oder später seinen Hohlraum verliert und sich zu einem soliden Epithelstrang umgestaltet. Ihm sitzt das kleine Nabelbläschen als eiförmiges Gebilde an (Fig. 119 *D* u. 123 *nb*). Da jetzt das Amnion in Folge stärkerer Ansammlung von Flüssigkeit die ganze Keimblase ausfüllt (Fig. 123), hat es den Dottergang und den Allantoisstrang (*al*) gemeinsam eingehüllt und gleichsam mit einer Scheide (Amnionscheide) umgeben. Das so entstandene Gebilde, der Nabelstrang, Funiculus umbilicalis, stellt jetzt die einzige Verbindung dar zwischen dem in der Amnionflüssigkeit frei schwimmenden Embryo und der Wand der Keim-

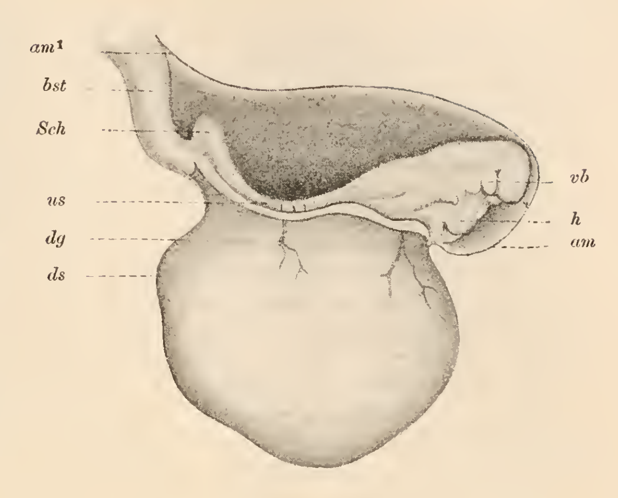


Fig. 124. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Bauchstiel von 15—18 Tagen nach Coste aus His (Menschliche Embryonen).

His hat das untere Körperende gegen das Original etwas gedreht, um das in Coste's Figur 4 von links her dargestellte Körperende zur Anschauung zu bringen. Das Chorion ist abgetrennt bei *am*¹. *am* Amnion, *am*¹ die in einen Zipfel verlängerte Ansatzstelle des Amnion an das Chorion; *bst* Bauchstiel; *Sch* Schwanzende; *us* Ursegmente; *dg* Dottergefässe; *ds* Dottersack; *h* Herz; *vb* Visceralbogen.

blase. Seine Anheftung an letzterer fällt stets zusammen mit der Stelle, an welcher sich der Mutterkuchen entwickelt.

Das Nabelbläschen ist durch die Vergrösserung des Amnion ganz an die Oberfläche der Keimblase gedrängt, wo es zwischen Amnion (*am*) und Chorion (*ch*) in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des Nabelstrangs eingeschlossen ist. Hier erhält es sich bis zur Zeit der Geburt, wenn auch in einem ganz rudimentären Zustand. Nur bei sorgsamer Untersuchung ist es gewöhnlich mehrere Zoll vom Rande der Placenta entfernt aufzufinden. Im längsten Durchmesser misst es nur 3 bis 10 Millimeter. So konnte in älteren Lehrbüchern der Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte die Angabe entstehen, dass beim Menschen zuletzt die Vesicula umbilicalis als ein unnöthiges Gebilde verschwinde, bis durch B. Schultze die Constanz ihres Vorkommens erwiesen wurde.

4. Die Deciduae.

Die Deciduae oder hinfälligen Eihäute nehmen ihre Entstehung aus der Schleimhaut der Gebärmutter, die ihre Structur während der Schwangerschaft in einem sehr hohen Grade verändert.

Im Zustand der Ruhe stellt die Schleimhaut eine etwa 1 mm dicke, weiche Schicht dar, welche der Musculatur (*M*) der Gebärmutter, der hier eine Submucosa fehlt, unmittelbar und unverschiebbar aufsitzt (Fig. 125).

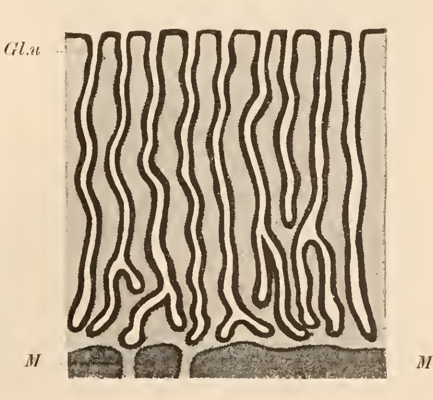


Fig. 125. Querschnitt durch die Schleimhaut der Gebärmutter nach Kundrat und Engelmann.

Gl.u Uterindrüsen; *M* Muskelschicht der Gebärmutter.

Sie wird von zahlreichen tubulösen Uterindrüsen (Glandulae utriculares, *Gl. u*) durchsetzt, die mit kleinen Oeffnungen an der Oberfläche beginnen und dicht bei einander in geschlängeltem Verlaufe bis zur Muskulatur (*M*) gerade herabziehen, um daselbst häufig dichotom getheilt zu enden.

Schleimhaut und Drüsen werden von flimmernden Cylinderzellen ausgekleidet. Das die Drüsen trennende Bindegewebe oder Interglandulargewebe ist ausserordentlich reich an Zellen, die theils spindelförmig, theils rundlich sind.

Vom Beginn der Schwangerschaft an erleidet die Schleimhaut sehr tief eingreifende Veränderungen, die jeden einzelnen Theil betreffen. Ueber dieselben besitzen wir genaue Beobachtungen, welche sich auf jeden einzelnen Monat der Schwangerschaft beziehen, von KUNDRAT und ENGELMANN, sowie namentlich von LEOPOLD.

Wir betrachten nach einander 1) die Decidua vera, 2) die Decidua reflexa und 3) den in die Bildung des Mutterkuchens eintretenden Theil, die Decidua serotina oder placentalis.

1) Decidua vera. Wie LEOPOLD bemerkt, nimmt mit dem Beginn der Schwangerschaft die Schleimhaut stetig zu, bis sie 1 cm Dicke und darüber erreicht, und zwar bis zu der Zeit, wo das wachsende Ei sich den Wandungen der Gebärmutter vollständig anlegt, also ungefähr bis zum Ende des 5. Monates. Von da an beginnt gewissermaassen ein zweites Stadium, in welchem sie sich wieder unter dem Druck der wachsenden Frucht verdünnt und schliesslich nur noch 1 bis 2 mm dick ist. Hierbei verändern sich sowohl die Drüsen als auch das Drüsenzwischengewebe.

Im ersten Stadium vergrössern sich die Uterindrüsen, die Anfangs gleichmässig dicke Röhren sind, und weiten sich namentlich in ihrer mittleren und unteren Partie aus (Fig. 126); während sie an ihrem Anfang geradgestreckt und mehr in die Länge gezogen sind, legen sie sich mehr nach abwärts in spirale Windungen, die mit Buchten und Aussackungen bedeckt werden.

Auf einem Durchschnitt kann man daher jetzt zwei Schichten an der Decidua vera unterscheiden:

1) eine äussere compactere und zellenreichere Schicht (*C*) und
2) eine tiefere ampulläre oder spongiöse Schicht (*Sp*).

In der ersteren sieht man die Drüsen als geradgestreckte, parallel verlaufende Canäle. In Folge einer stärkeren Wucherung des Zwischengewebes sind sie weiter auseinandergerückt; an der Oberfläche beginnen sie mit erweiterten trichterförmigen Grübchen (*tr*). Die Oberfläche einer von der Musculatur abgezogenen Schleimhaut sieht daher, wie KÖLLIKER angibt, in Folge der erweiterten Drüsenmündungen siebförmig durchbrochen aus.

In der spongiösen Schicht (*Sp*) stösst man auf zahlreiche über einander gelagerte, unregelmässige, buchtige Hohlräume (*dh*), deren Weite bis zur Mitte der Schwangerschaft beständig zunimmt und die schliesslich nur noch durch dünne Septen und Balken des Grundgewebes getrennt sind. Das Bild erklärt sich aus dem Umstande, dass die Drüsen sich in ihren mittleren Theilen stark geschlängelt und buchtig erweitert haben.

Das flimmernde Cylinderepithel von der Schleimhaut der Gebärmutter schwindet nach und nach an der Oberfläche vollständig.

In den Drüsen erleidet es tiefgreifende Veränderungen. In den ersten Monaten werden noch alle Hohlräume von ihm überzogen, was bei der Vergrösserung derselben eine lebhafte Zellvermehrung voraussetzt. Dabei gehen die ursprünglich langen Cylinderzellen theils in kleine würfelförmige, theils in breite platte Gebilde über mit Ausnahme der an die Muskelhaut angrenzenden Drüsenabschnitte. In diesen bewahren die Zellen mehr oder minder bis zum Ende der Schwangerschaft ihre normale Gestalt und dienen später zur Regeneration der Epitheldecke der Uterusschleimhaut.

Im vierten und fünften Monat findet man noch alle Hohlräume bis zu den Drüsenmündungen von einem schmalen Saume würfliger bis platter Epithelzellen ausgekleidet.

Im Zwischendrüsengewebe gehen gleichfalls im ersten Stadium lebhafte Wucherungsprocesse, namentlich in der oberen compacten Schicht, vor sich. Es bilden sich in dieser 30 bis 40 μ grosse, kuglige Gebilde, die von Friedländer Decidualzellen genannt worden sind. Sie liegen an manchen Stellen so dicht bei einander, dass sie in Folge dessen und wegen ihrer Form einem Epithel sehr ähnlich aussehen. In der spongiösen Schicht finden sie sich gleichfalls, werden aber in den Balken und Septen mehr längsgestreckt und spindelig.

Im zweiten Stadium, in welchem die Decidua vera vom 6. Monat an erheblich dünner wird und durch den Druck der wachsenden Frucht von 1 cm bis zu 2 mm Durchmesser allmählich abnimmt, gehen in den

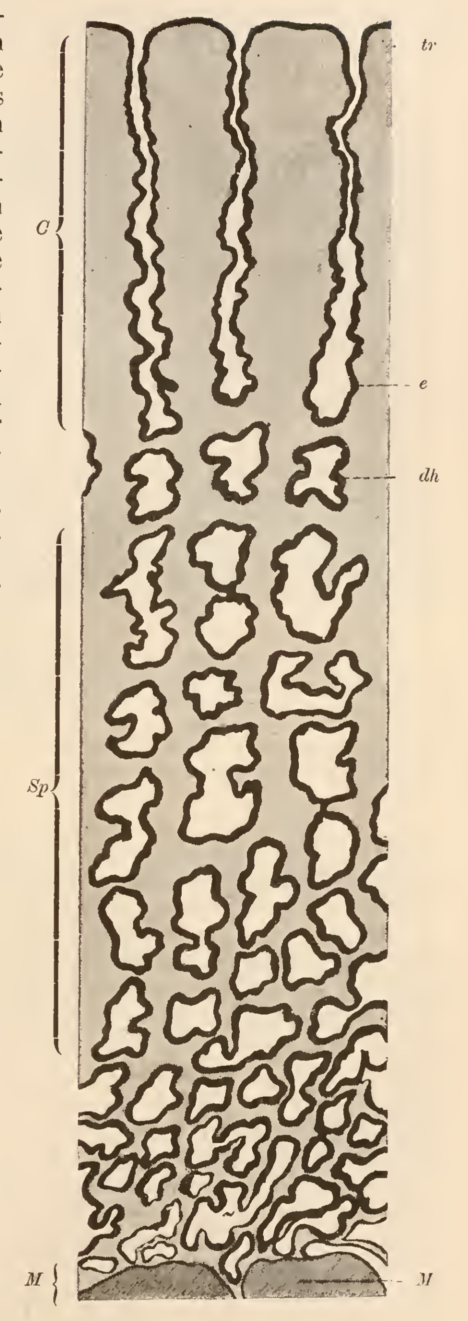


Fig. 126. Querschnitt durch die Schleimhaut der Gebärmutter am Beginn der Schwangerschaft nach Kundrat und Engelmann.

C compacte Schicht; *Sp* spongiöse Schicht; *M* Musculatur der Gebärmutter; *tr* trichterförmige Ausmündung der Uterindrüsen; *e* erweiterte Stelle; *dh* durch Schlängelung und Ausbuchtung der wuchernden Drüsen entstandene Ampulle.

einzelnen oben angeführten Theilen namentlich Rückbildungsprocesse vor sich (Fig. 127).



Fig. 127. Querschnitt durch die Eihäute und die Gebärmutter am Rande der Placenta aus dem sechsten Monat der Schwangerschaft nach LEOPOLD.

M Musculatur der Gebärmutter; *D.v* Decidua vera; *C* compacte, *Sp* spongiöse Schicht derselben; *D.r* Decidua reflexa; *ch* Chorion; *am* Amnion; *bl* Blutgefässe der compacten Schicht; *dh* erweiterte Drüsenräume; *de* in Zerfall begriffenes Drüsenepithel derselben; *rz* Riesenzellen in der compacten Schicht.

Die Drüsenmündungen, welche die siebförmige Beschaffenheit der Innenfläche der Decidua bedingten, werden immer schwerer zu erkennen und verstreichen schliesslich vollständig.

Die innere compacte Schicht (*C*) nimmt eine gleichmässige, dichte, lamellöse Beschaffenheit an, da durch den Druck die in ihr gelegenen Drüsenhohlräume vollständig zusammengepresst werden und dann unter Schwund ihres Epithels verlöthen.

In der spongiösen Schicht (*Sp*) bleiben die Drüsenhohlräume (*dh*) erhalten, werden aber in Folge des Drucks in Spalträume umgewandelt, die zur Wand der Gebärmutter parallel gestellt und durch Scheidewände getrennt sind, die im Verhältniss zu früheren Monaten der Schwangerschaft sich noch sehr verschmächtigt haben. Die an die compacte Schicht angrenzenden Drüsenräume haben ihr Epithel verloren oder zeigen Zellentrümmer (*de*), gequollene Körper und eine von feinen Körnchen durchsetzte schleimige Masse; nach der Musculatur der Gebärmutter zu haben sie dagegen noch ein gut erhaltenes, kurzcylindrisches bis würfelförmiges Epithel.

2) Die Decidua reflexa (Fig. 128 *Dr*) bietet in ihrem Bau grosse Uebereinstimmung mit der Decidua vera dar. Dass sie aus letzterer durch Faltenbildung hervorgegangen ist, lässt sich, wie KUNDRAT mit Recht hervorgehoben hat, namentlich aus dem Umstand schliessen, dass sich in den ersten Monaten der Schwangerschaft

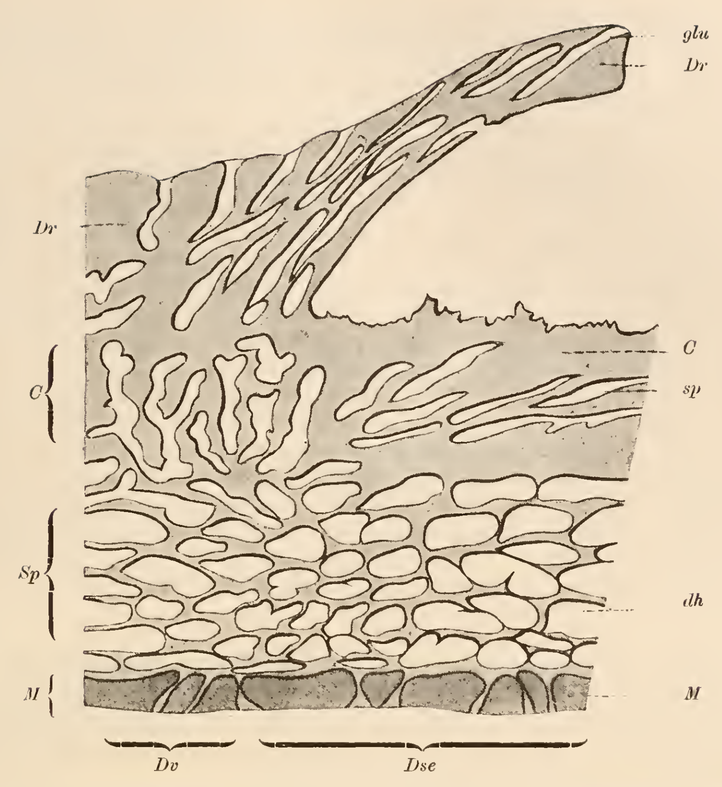


Fig. 128. Durchschnitt durch Decidua serotina (*D.se*) am Uebergang in Decidua vera (*D.v*) und reflexa (*D.r*) nach KUNDRAT und ENGELMANN.

M Musculatur der Gebärmutter; *Sp* spongiöse Schicht der Dec. vera und serotina; *C* compacte Schicht derselben; *gl.u* Uterindrüsen; *sp* aus Wucherung der Drüsen entstandene Spalten in der Serotina; *dh* durch Wucherung der Drüsen entstandene ampulläre Hohlräume in der spongiösen Schicht.

die Mündungen von Uterindrüsen (*gl. u*) wenigstens an der Uebergangsstelle in die Vera auf ihren beiden Flächen vorfinden. Die Mündungen führen in Spalten (*gl. u*), die zur Oberfläche der Reflexa parallel gestellt und von Würfelepithel ausgekleidet sind. Im Drüsenzwischengewebe treten dieselben grossen, runden Decidualzellen wie in der Vera auf.

Vom fünften Monat an beginnt der Zwischenraum zwischen Vera und Reflexa zu verschwinden, beide Eihäute werden von jetzt ab nach Schwund ihres Epithels fest aufeinandergepresst und verkleben schliesslich vollständig mit einander (Fig. 127). Hierbei wird die Reflexa, in welcher mit Ausnahme der Uebergangsstelle die Drüsenräume schwinden, so ausserordentlich verdünnt, dass sie nur noch einen feinen, zuweilen $^1/_2$ mm breiten Streifen ausmacht.

Eine Trennung der beiden Häute stösst am Ende der Schwangerschaft auf grosse Schwierigkeiten, ist aber zuweilen noch theilweise ausführbar.

Da nun ausserdem noch mit der Decidua reflexa das Chorion und mit diesem das Amnion verschmolzen sind (Fig. 127 *ch* u. *am*), so ge-

langt man jetzt bei Durchschneidung der Muskelwand der Gebärmutter und nach Eröffnung der untereinander verschmolzenen Eihüllen direct in die Amnionhöhle, in welcher der Embryo im Fruchtwasser schwimmt.

3) Der dritte Abschnitt der Uterusschleimhaut oder die Decidua serotina (Fig. 128 *D.se*) ist derjenige Theil, welcher sich mit dem Chorion frondosum zur Herstellung eines Ernährungsorgans für den Embryo, des Mutterkuchens oder der Placenta, verbindet.

Nach den Angaben von Kundrat und Leopold erleidet derselbe ähnliche Veränderungen, wie die Decidua vera. Auch hier wuchern die Uterindrüsen in ihren tieferen Abschnitten (Fig. 128) und gestalten sich zu unregelmässigen Räumen (*dh*) um, die aber von Anfang an mehr in die Breite gezogen sind. Später werden sie noch mehr durch den Druck und das Wachsthum der Placenta zu engen, der Oberfläche der Gebärmutter parallel gelagerten Spalten zusammengepresst.

Die Drüsenepithelien zerfallen in noch grösserem Umfange als in der Vera und lösen sich, indem sie zerfallen und verquellen, von den bindegewebigen Wandungen ab; nur in den an die Muskellage (*M*) angrenzenden Drüsenabschnitten erhalten sich die Cylinderzellen.

In dieser Darstellung weichen Kundrat und Leopold von Kölliker und von Turner ab, welche zwar ebenfalls grössere Hohlräume in der tiefern Schicht der Serotina finden, sie aber zum grössten Theil für stark erweiterte Blutgefässe halten, eine Annahme, nach der eine erheblichere Verschiedenheit zwischen Serotina und Vera bestehen würde.

In der oberflächlichen Schicht müssen die Ausführungsgänge der Drüsen, indem sie zusammengedrückt werden, frühzeitig verschwinden. Ausserdem finden im Zwischengewebe lebhaftere Zellwucherungen statt.

Somit wandelt sich auch die Decidua serotina (Fig. 128 *D.se*) in zwei deutlich zu unterscheidende Schichten um:

1) in eine tiefere spongiöse (*Sp*), in welcher die Ablösung der Placenta später erfolgt, und
2) in eine oberflächliche compactere Schicht (*S*). Letztere ist allein am Aufbau der Placenta mitbetheiligt und wird daher auch als Placenta uterina (oder materna) bezeichnet. Sie erleidet schon vom zweiten Monat an tiefer greifende Veränderungen.

Mit denselben wollen wir uns bei der Beschreibung der Placenta, zu der wir nun übergehen, bekannt machen.

5. Die Placenta.

Die Placenta ist ein sehr blutgefässreiches, sich schwammig oder teigig anfühlendes, scheibenförmiges Gebilde, das auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung 15—20 cm im Durchmesser misst und 3—4 cm dick ist. Ihr Gewicht beträgt etwas mehr als 1 Pfund (500 Gramm). Die dem Embryo zugekehrte Fläche der Scheibe ist concav (Fig. 119 u. Fig. 123) und, da sie einen Ueberzug vom Amnion (*am*) besitzt, vollkommen glatt; die der Uteruswand aufsitzende Fläche ist convex, fühlt sich nach ihrer Ablösung bei der Geburt uneben an und wird durch tiefe Furchen in einzelne Lappen oder Cotyledonen zerlegt.

Der normale Sitz der Placenta ist in der Mehrzahl der Fälle am Grunde der Gebärmutter (am Fundus uteri), wo sie bald mehr nach der linken, bald mehr nach der rechten Seite zu entwickelt ist. In

Folge dessen kann durch sie entweder die eine oder die andere Ausmündung des Eileiters zugedeckt und verschlossen werden.

In selteneren Fällen ist die Placenta, anstatt am Grunde, weiter nach abwärts nach dem inneren Muttermunde zu mit der Wand der Gebärmutter verbunden. Es rührt dies daher, dass das befruchtete Ei, wenn es aus dem Eileiter in die Gebärmutterhöhle gelangt, in Folge abnormer Verhältnisse weiter nach abwärts herabsinkt, anstatt sich gleich in der Schleimhaut festzusetzen.

Zuweilen findet die Anheftung erst ganz unten in unmittelbarer Nähe des inneren Muttermundes statt. In diesem Fall wächst die Placenta, je mehr sie sich beim Wachsthum der Frucht ausdehnt, entweder theilweise oder ganz über den Muttermund herüber und verschliesst ihn mehr oder minder vollständig. Diese Anomalie ist als Placenta praevia (lateralis oder centralis) bekannt und stellt ein gefährliches Vorkommnis dar, weil der regelrechte Verlauf der Geburt gestört wird.

In Folge der tiefen Lage des Mutterkuchens werden schon während der Schwangerschaft oder erst beim Eintritt der Wehen lebensgefährliche Blutungen verursacht, weil sich der Mutterkuchen vorzeitig von der Wand der Gebärmutter ablöst, wodurch grosse Blutgefässe zerrissen und geöffnet werden.

Die Untersuchung der feineren Structur der Placenta stösst auf grössere Schwierigkeiten, da sie ein sehr weiches und von zahlreichen, weiten Bluträumen durchsetztes Organ ist. Daher herrschen auch über mehrere Punkte, welche für die Beurtheilung des Baues von grösster Wichtigkeit sind, noch sehr entgegengesetzte Ansichten, über welche es mir zur Zeit nicht möglich erscheint, ein abschliessendes Urtheil zu geben.

Bei der Beschreibung gehen wir am besten von der Thatsache aus, dass sich die Placenta, wie schon früher erwähnt wurde, aus zwei Theilen aufbaut, aus einem Theil, der von Seiten des Embryo, und einem anderen Theil, der von Seiten der Mutter geliefert wird, aus der Placenta foetalis und aus der Placenta uterina. (Tafel II.)

Die Placenta foetalis ist der mit vielverzweigten Zotten reich bedeckte Theil des Chorions (Chorion frondosum). Die Zotten (z) erheben sich zu grösseren Büscheln oder Cotyledonen vereint, von einer derben Membran, der Membrana chorii (m), in welcher die starken Hauptäste der Nabelarterien und Venen ihren Weg nehmen. Sie bestehen 1) aus grösseren Hauptstämmen (Z), die in gerader Richtung von der Membrana chorii ausgehen und sich mit ihren Enden (h^1) in die gegenüberliegende Placenta uterina einsenken und fest verbinden, und 2) aus zahlreichen unter rechtem oder spitzem Winkel nach allen Seiten entspringenden Nebenästen (f), die ihrerseits wieder mit feinen Zweigen bedeckt sind. Auch von diesen ist ein kleiner Theil (h^2) mit seinen Enden mit dem Gewebe der Placenta uterina verwachsen (Langhans), so dass eine Trennung des kindlichen und des mütterlichen Antheils nur durch gewaltsame Zerreissung bewerkstelligt werden kann. Daher hat Kölliker in passender Weise die Verzweigungen der Chorionzotten in Haftwurzeln (h^1, h^2) und in freie Ausläufer (f) unterschieden.

Zu jedem Chorionbäumchen begibt sich ein starker Ast einer Nabelarterie (Art. umbilicalis), der sich, der Verzweigung desselben ent-

sprechend, in feinere Aeste auflöst; die aus diesen hervorgehenden Capillarnetze sind ganz oberflächlich unter dem Zottenepithel gelegen. Aus ihnen sammelt sich das Blut in abführende Venen, die sich zu einem aus dem Chorionbäumchen wieder austretenden einfachen Hauptstamm verbinden.

Somit ist das Gefässsystem der Placenta foetalis ein vollkommen abgeschlossenes. Eine directe Vermischung von kindlichem und mütterlichem Blut kann in keiner Weise stattfinden; dagegen ist die Vorkehrung zu einem leichten Austausch flüssiger und gasförmiger Blutbestandtheile wegen der ganz oberflächlichen Lage der dünnwandigen Capillaren gegeben.

Tafel II.

Schematischer Querschnitt durch die menschliche Placenta aus der Mitte des fünften Monats nach Leopold.

Auf die Musculatur der Gebärmutter folgt die spongiöse Schicht der Decidua serotina (*sp*), in welcher bei der Geburt die Abtrennung der Placenta an der mit zwei Strichen bezeichneten Trennungslinie vor sich geht; daran schliesst sich die compacte Schicht (*cs*), welche als Placenta uterina bei der Geburt abgestossen wird. Sie besteht aus *B P.* Basalplatte (Winkler), *S P.* Schlussplatte, *c.* cavernösen Bluträumen, *a.* den zuführenden Arterien, dem Randsinus. In die Placenta uterina ist die Placenta foetalis hineingewachsen, bestehend aus der Membrana chorii (*m*) und den von ihr ausgehenden Zotten (Z), an denen man die Haftwurzeln (h^1, h^2) und die freien Ausläufer (*f*) unterscheidet. Das Chorion ist nach innen noch vom Amnion überzogen.

Die Stützsubstanz der Chorionbäumchen ist in den feineren Zweigen Gallertgewebe mit sternförmigen und spindeligen Zellen, in den stärkeren Stämmen nimmt es eine mehr fibrilläre Beschaffenheit an.

Ueber das Zottenepithel gehen die Ansichten der Forscher noch auseinander hinsichtlich des wichtigen Punktes, ob es kindlichen oder mütterlichen Ursprungs ist. Kölliker, Langhans, Leopold u. a. leiten es von den Zellen der serösen Hülle ab, während Ercolani und Turner, denen sich in seinem Lehrbuch auch Balfour angeschlossen hat, sich mehr oder minder bestimmt dahin aussprechen, dass ursprünglich zwar die Zellen der serösen Hülle die Zotten als Epithel überziehen, aber bei der gegenseitigen Durchwachsung der Placenta foetalis und der Placenta uterina zu Grunde gehen und durch wuchernde Zellen der Decidua serotina ersetzt werden. Mir scheint das wahrscheinlichste zu sein, dass die Zotten einen doppelten Ueberzug besitzen, 1) vom Epithel der serösen Hülle und 2) von verdünnter mütterlicher Schleimhaut. Kastschenko, der zuletzt den Zottenüberzug in den verschiedenen Monaten der Schwangerschaft auf das Sorgfältigste untersucht hat, kann mit Ausnahme der beiden ersten Wochen immer zwei Schichten mit Deutlichkeit unterscheiden: 1) eine der Zottengallerte unmittelbar aufliegende Zellenschicht (Langhans), in welcher sich einzelne Zellenterritorien abgrenzen lassen und 2) eine vielkernige protoplasmatische Schicht, in welcher getrennte Zellen auf keine Weise zur Anschauung zu bringen sind. Beide Schichten, die



Placenta und Uterus,
Mitte des V. Monats.
(halbschematisch.)
Amnion
Chorion
Reflexa
Randsinus
Serotina mit
Drüsensch.
Trennungslinie
d. Eihäute v. Uterus
Muscularis
SP
c
m
z
c
f
f
h²
h
BP
Tr.

sich ziemlich scharf gegeneinander absetzen, fasst KASTSCHENKO als Chorionepithel auf. Mir scheint aber nach den vorliegenden Befunden die Deutung nicht ausgeschlossen zu sein, dass nur die Zellschicht das eigentliche Chorionepithel ist, die sogenannte protoplasmatische Schicht aber mütterlichen Ursprungs ist. Eine sichere Entscheidung dieser schwierigen Frage scheint mir nur möglich zu sein, wenn man Placenten, an denen der kindliche und mütterliche Theil noch in normalem Zusammenhang sind, aus verschiedenen Monaten der Schwangerschaft untersucht, während KASTSCHENKO nur von der Gebärmutter abgelöste Eier beschreibt. — Die strittige Frage nach der Bedeutung des Zottenepithels steht im engsten Zusammenhang mit dem schwer zu untersuchenden Bau der Placenta uterina, über welchen nicht minder getheilte Meinungen bestehen.

2) Die Placenta uterina entwickelt sich aus dem als Decidua serotina (Fig. 128 *D.se*) unterschiedenen Theil der Uterusschleimhaut. Sie löst sich bei der Geburt, wie der entsprechende Theil der Decidua vera, von der Innenfläche der Gebärmutter an der auf Tafel II angegebenen Trennungslinie ab, indem die dünnen Bindegewebssepten der unter ihr gelegenen spongiösen Schicht einreissen. Sie bildet alsdann eine dünne Membran von nur 0,5 bis 1 mm Dicke, die Basalplatte WINKLER's, und stellt einen vollständigen Ueberzug über den Zotten der Placenta foetalis her, welche durch sie unseren Blicken bei der Lösung der Eihäute entzogen werden. Am Rande geht sie unmittelbar in die Vera und Reflexa über (Fig. 128).

Ihre der Gebärmutter zugewandte Fläche wird durch tiefe Furchen in einzelne Abtheilungen zerlegt. Den Furchen entsprechend nehmen von der entgegengesetzten Fläche der Membran stärkere und schwächere bindegewebige Scheidewände, die Septa placentae (Fig. 119 und Fig. 123) ihren Ursprung und dringen zwischen die Chorionbäumchen (Fig. 123 *z*) hinein, von denen sie immer eine kleine Anzahl zu einem Büschel oder einem Cotyledon vereinigen. Denken wir uns die Cotyledonen vollständig herausgelöst, so würde an der Placenta uterina eine ihnen entsprechende Anzahl von unregelmässigen Fächern entstehen. Dieselben sind noch durch feinere von der Membran und den Septen ausgehende Bindegewebswucherungen in kleinere und weniger tiefe Abtheilungen zerlegt.

Die Septen reichen in der Mitte der Placenta mit ihrem Rande nicht bis zum Ursprung der Zottenbäumchen heran, wohl aber ist dies in einem schmalen peripheren Bezirk der Fall, wo sie unmittelbar bis zur Membrana chorii (Tafel II *m*) hineingewuchert sind und sich unter ihr zu einer dünnen und ihr fest anliegenden, von den Ursprüngen der Zotten durchbohrten Membran verbunden haben. Dieselbe ist von WINKLER als Schlussplatte (*SP*), von KÖLLIKER als Decidua placentalis subchorialis bezeichnet worden.

Das bindegewebige Gerüst der Placenta uterina besitzt im Allgemeinen die Eigenschaften der compacten, zellenreichen Schicht der Decidua vera und reflexa, zeigt aber eine Verschiedenheit in dem Auftreten einer ganz besonderen Zellenform, der sogenannten Riesenzellen. Es sind dies grosse, graugelb erscheinende Protoplasmaschollen mit 10 bis 40 Kernen, die im 5. Monat sich zu entwickeln beginnen und in der Nachgeburt in grossen Mengen gefunden werden; theils liegen sie hier in der Basalplatte, theils in den Septen, gewöhnlich in unmittelbarer Nachbarschaft der grossen Gefässe; sie kommen aber auch ver-

einzelt in der spongiösen Schicht der Decidua serotina und selbst zwischen den angrenzenden Muskelbündeln der Gebärmutter vor.

Die grössten Schwierigkeiten bei der Untersuchung der Placenta uterina bereiten ihre Blutbahnen. Zahlreiche, spiral aufgewundene Arterienstämme (Taf. II *a*) treten durch die Muskelhaut der Gebärmutter hindurch und gelangen durch die spongiöse Schicht in die Basalplatte der Placenta uterina, wo sie in ihrer Structur bedeutende Wandlungen erfahren. Denn sie verlieren hier ihre Muskelschicht und stellen jetzt nur noch von Endothel ausgekleidete, weite Röhren dar. Aus der Basalplatte dringen sie zum Theil in die Septa placentae ein. Von hier lassen sie sich als geschlossene Gefässe nicht weiter verfolgen, ein Uebergang in Capillaren findet an keiner Stelle statt. Dagegen lässt sich der Nachweis führen, dass sie durch Oeffnungen in der Basalplatte und in den Septen ihr Blut in das Lückensystem zwischen den Chorionbäumchen oder in die intervillösen oder intraplacentalen Räume (*c*) ergiessen. Letztere werden begrenzt auf der einen Seite von der Membrana chorii (*m*) mit ihren Zotten (*z*), auf der anderen Seite von der Basalplatte (*B P.*) mit ihren Septen.

Aus dem cavernösen Hohlraumsystem wird das Blut in weite Venenstämme aufgenommen, die ebenfalls nichts anderes als nur von Endothel ausgekleidete Röhren sind. Dieselben sind zu einem Netzwerk in den Septen, in der Basal- und Schlussplatte Winkler's ausgebreitet und beginnen mit feinen, in die intervillösen Räume führenden Oeffnungen. Am Rande der Placenta hängen sie untereinander zusammen und erzeugen dadurch den Randsinus (Taf. II) oder den ringförmigen Sinus der Placenta. Derselbe darf jedoch nicht als ein gleichförmig weites Gefäss, sondern muss als ein System verbundener unregelmässiger Hohlräume aufgefasst werden.

Vermöge der beschriebenen Einrichtung werden die Chorionzotten direct vom mütterlichen Blut umspült. Dabei ist die Blutbewegung, wie sich aus dem Vorgetragenen schon ersehen lässt, eine verlangsamte in Folge der beträchtlichen Erweiterung der Blutbahn und eine unregelmässige, entsprechend der Gestaltung der intervillösen Räume. Im Allgemeinen findet die Blutbewegung von der Mitte und der convexen Seite der Placenta, wo die Arterien hauptsächlich eintreten, nach ihrer concaven Fläche und ihrem Rande zu statt.

Die Frage nach der Bedeutung und Entstehung der intervillösen Bluträume bildet den Schlüssel für das Verständniss des Baues der Placenta.

Nach der einen Ansicht, welche zur Zeit in Deutschland die am meisten herrschende ist und durch Kölliker, Langhans u. A. vertreten wird, haben die intervillösen Räume ursprünglich keinen Zusammenhang mit dem mütterlichen Gefässsystem. Entwicklungsgeschichtlich sind sie nichts anderes als Spalten zwischen Chorion und Gebärmutterschleimhaut, welche beide sich nicht bis zur Berührung aneinandergelegt haben, sondern nur durch die Zottenspitzen in festeren Zusammenhang getreten sind. Die Spalten würden daher auf dem frühesten Stadium von Zottenepithel und mütterlichem Schleimhautepithel begrenzt sein müssen. Langhans bezeichnet sie daher als Placentarraum. Ihren Blutgehalt würden sie nach dieser Ansicht erst später dadurch gewinnen, dass, wie Kölliker sich ausdrückt, „die wuchernden Chorionzotten das mütterliche Placentargewebe von allen Seiten anfressen und theilweise zerstören und so eine Eröffnung der Gefässe desselben

herbeiführen, die naturgemäss zu einem allmählichen Eindringen des mütterlichen Blutes in die intervillösen Räume führen muss".

Diese Ansicht ist von manchen Forschern (Braxton Hicks, Ahlfeld, Ruge u. A.) noch dahin abgeändert worden, dass die Zwischenzottenräume auch an der reifen Placenta normaler Weise nicht Blut führen und mit Blutgefässen der Mutter in Verbindung stehen sollen. Die fast allgemein geltenden Anschauungen über placentare Ernährung werden so in Frage gestellt. Das Negiren einer geregelten Blutcirculation hat dann weiter die Hypothese hervorgerufen, dass von den Zwischenzottenräumen, von den Zellen der Decidua serotina, eine Uterinmilch wie bei den Wiederkäuern ausgeschieden und von den kindlichen Zotten aufgesogen werde.

Nach der zweiten ganz entgegengesetzten Ansicht, die ihre Vertreter in Virchow, Turner, Ercolani, Leopold, Waldeyer, u. A. findet, sind die intervillösen Räume weiter nichts als die colossal erweiterten capillaren Blutbahnen der mütterlichen Schleimhaut. Chorion und Decidua serotina legen sich frühzeitig mit ihren Oberflächen auf das innigste an einander, so dass keine Spalten zwischen ihnen übrig bleiben. Die Zotten wachsen in das Schleimhautgewebe hinein, dessen oberflächliche Capillaren sich zu umfangreichen Räumen erweitern.

Wenn diese Ansicht richtig wäre, so würden die Chorionzotten ringsum von dünnen Scheiden mütterlichen Gewebes umgeben werden müssen oder, da eine theilweise Rückbildung des Ueberzugs ja möglich wäre, müsste wenigstens in der Entwicklung der Placenta ein Stadium vorkommen, in welchem ein derartiger Ueberzug nachweisbar sein müsste.

Ercolani, Romiti, Turner haben sich denn auch, wie schon früher erwähnt wurde, dahin ausgesprochen, dass wahrscheinlich die auf der bindegewebigen Axe der Zotten gelegene epitheliale Zellenschicht nicht das ursprüngliche, von der serösen Hülle abstammende Chorionepithel sei, sondern ein Ueberzug, der von der Decidua placentalis abstammt.

In dem Schema, welches Turner zur Veranschaulichung seiner Ansichten von der Structur der menschlichen Placenta (Fig. 129) entworfen hat, ist das eigentliche ursprüngliche Zottenepithel rückgebildet. Die Zellenlage e' ist das Epithel von der Schleimhaut der Gebärmutter, in welche die Zottenbüschel (F) hineingewuchert sind, und mit welcher überall die innigste Berührung stattfindet. Nach aussen vom Epithel beschreibt Turner noch ein feines Häutchen (x), welches er als eine ausserordentlich dünne Bindegewebsschicht deutet, auf welcher sich wahrscheinlich ein die Bluträume auskleidender Endothelüberzug vorfindet. Die mit t bezeichneten Balken sind Bindegewebszüge der mütterlichen Schleimhaut, welche die Spitzen einzelner foetaler Zotten mit den Septa placentae (ds) verbinden, woraus sich die Entstehung der sogenannten Haftwurzeln erklärt. Die grossen Bluträume d' sind nichts anderes als die ausserordentlich ausgeweiteten, oberflächlich gelegenen Capillaren der Schleimhaut.

Die genaue Feststellung des wahren Sachverhaltes ist naturgemäss mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden, schon aus dem Grunde, weil man sehr selten in den Besitz von einem geeigneten Untersuchungsobject, von einer Gebärmutter aus den ersten Monaten der Schwangerschaft, gelangt.

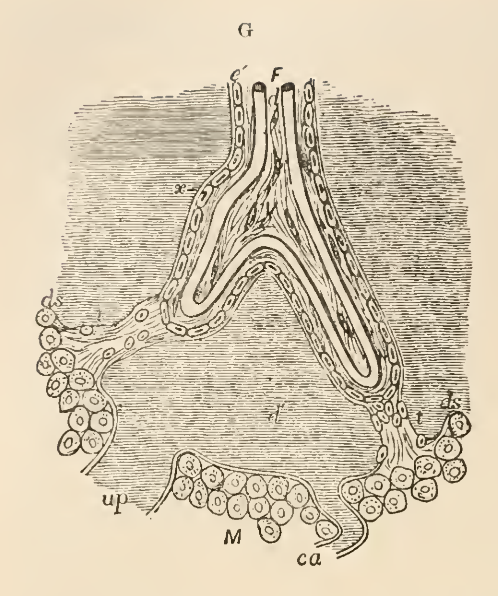


Fig. 129. Schematische Darstellung des feineren Baues der menschlichen Placenta nach Turner.

F Placenta foetalis; *M* Placenta uterina; *ca* gewundene Arterie; *up* Vene, welche das Blut aus dem intervillösen mütterlichen Blutsinus *d′* ableitet; *x* eine nach aussen von der Schicht *e′*, welche das umgewandelte Epithel der Uterusschleimhaut ist, sich ausbreitende Fortsetzung des mütterlichen Gewebes auf die Zotte; wahrscheinlich ein Bindegewebshäutchen mit Gefässendothel; *t* Balken der Placenta uterina, die sich mit den Spitzen einzelner foetaler Zotten verbinden; Haftwurzeln. *ds* Decidua serotina der Placenta.

Zur Zeit lassen sich für und gegen eine jede der beiden Hypothesen Gründe vorbringen. Jedoch scheint mir die an zweiter Stelle angeführte Hypothese, nach welcher die intervillösen Räume die erweiterten mütterlichen Capillaren sind, die zutreffendere, weil die naturgemässere, zu sein, und scheint mir namentlich Folgendes für sie zu sprechen:

1) In vergleichend anatomischer Hinsicht lässt sich geltend machen, dass bei allen Säugethieren, wo sich eine besondere intrauterine Ernährungseinrichtung entwickelt, die Epithelflächen des Chorion und der Schleimhaut der Gebärmutter unmittelbar aufeinander liegen und sich bei der Vergrösserung der Oberfläche durch Faltenbildung gegenseitig durchwachsen. Ein intraplacentaler Spaltraum, wie ihn Langhans und Kölliker für den Menschen annehmen, findet sich sonst nirgends bei den Säugethieren. Auch sehen wir bei einigen, wie die Capillaren der Uterusschleimhaut sich bedeutend erweitern und verdünnte Wandungen erhalten (Nagethiere, Raubthiere etc.), so dass die foetalen Zotten fast unmittelbar von mütterlichem Blut umspült werden. Die Erweiterung der Blutbahn beim Menschen lässt sich somit als eine weitere Ausführung an schon bestehende Einrichtungen anschliessen.

5) Dass Capillaren sich zu einem Cavernensystem umbilden, kommt im menschlichen Körper auch an anderen Stellen vor (Schwellkörper der Geschlechtsorgane), während es eine Erscheinung ohne Analogie sein würde, dass ausserhalb der Blutbahn gelegene Räume zu Bestandtheilen des Gefässsystems verwandt würden.

3) In der Placenta uterina fehlen zwischen den Arterien und Venen die ursprünglich vorhandenen Capillaren, während sie doch nachweisbar sein müssten, wenn sie sich nicht in die intervillösen Räume umgewandelt hätten.

4) Für die an zweiter Stelle angeführte Hypothese spricht die Dar-

stellung, welche Leopold von der Entwicklung der Placenta im zweiten Monat der Schwangerschaft gegeben hat. „Zotten und Deciduagewebe" heisst es daselbst,, „schieben sich gegenseitig ineinander, wie man die gespreizten Finger beider Hände ineinanderfügen kann. Verfolgt man nun die Blutgefässe der Serotina, so erkennt man auch hier das stark erweiterte Capillarnetz der Oberfläche, auf welches das Ei bei seiner Einnistung zu liegen kommt. Die zahllosen Gefässe desselben aber wachsen offenbar mit den Sprossen der Decidua den Zotten immer mehr entgegen, werden gedehnter und weiter, andererseits nehmen die Zotten in ihrem Wachsthum rapid zu, und so ist es begreiflich, dass die neuen Zottenzweige, deren Stämme durch die Köpfe in der Decidua sich gleichsam angesaugt haben, zunächst auf die mächtigen Capillaren der Oberfläche treffen, und gegen diese vordrängen und in sie einbrechen".

Der wichtigste Einwand, der gegen meine Auffassung vorgebracht werden kann, ist die von vielen Forschern festgehaltene Behauptung, dass man die Chorionzotten nicht von Scheiden mütterlichen Gewebes eingehüllt und die intervillösen Räume nicht von Gefässendothel ausgekleidet findet. Indessen sind gerade über diese Punkte noch eingehendere und namentlich entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen sehr wünschenswerth. Denn nach den Befunden an ausgetragenen Placenten allein darf man hier nicht schliessen, da Rückbildungen Platz gegriffen haben können. Uebrigens geben Turner und Leopold an, an einzelnen Stellen der intervillösen Räume Endothelien nachgewiesen zu haben. Auch habe ich schon bei Beschreibung der Placenta foetalis (Seite 202) hervorgehoben, dass von den zwei Zellenschichten, welche Kastschenko als Ueberzug der Zotten beschreibt, vielleicht nur die untere das Chorionepithel darstellt, die vielkernige protoplasmatische Schicht dagegen zur Placenta uterina gehört und die Begrenzung der mütterlichen intervillösen Bluträume liefert.

Die schon in der ersten Auflage dieses Lehrbuchs vorgetragene Auffassung vom Bau der Placenta findet eine sehr gewichtige Stütze in den Untersuchungen, welche Waldeyer neuerdings über den Placentarkreislauf des Menschen veröffentlicht hat. Waldeyer hat an Placenten, die in der Gebärmutter noch ihre normale Anheftung besassen, die mütterlichen Blutgefässe injicirt und Durchschnitte durch das gehärtete Organ angefertigt. Er findet, dass die intervillösen Räume weiter nichts sind, als die ausserordentlich erweiterten mütterlichen Blutgefässe, und dass an vielen Stellen über dem Zottenepithel noch eine Lage platter Zellen vorkommt, welche er für Gefässendothelien zu deuten geneigt ist. In passender Weise vergleicht er das Hineinragen der Chorionzotten in die intervillösen Bluträume damit, wie die Arachnoidealzotten in die Blutsinus der harten Hirnhaut hineinwuchern und dabei den Endothelbelag derselben vor sich her einstülpen.

6. Die Nabelschnur.

Die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) stellt die Verbindung zwischen dem Mutterkuchen und dem embryonalen Körper her (Fig. 123). Sie ist ein Strang etwa so dick wie der kleine Finger (11—13 mm) und erreicht die beträchtliche Länge von 50—60 cm. Fast immer zeigt sie eine sehr ausgeprägte spirale Drehung, die, vom Embryo aus gerechnet, in der Regel von links nach rechts verläuft.

Häufig sind knotenartige Verdickungen der Nabelschnur, die eine doppelte Ursache haben können. Meist beruhen sie auf einer hie und da stärker erfolgten Entwicklung der bindegewebigen Grundsubstanz (falsche Knoten). Seltener sind sie durch eine Verschlingung der Schnur in der Weise entstanden, dass der Embryo bei seinen Bewegungen, die er im Fruchtwasser ausführt, durch Zufall durch eine Schlinge der Schnur hindurchschlüpft und sie zu einem Knoten allmählich zuzieht. Die Verdickung stellt dann im Unterschied zu dem falschen einen w a h r e n Knoten dar.

Die Anheftung der Nabelschnur am Mutterkuchen erfolgt gewöhnlich in der Mitte oder in der Nähe derselben (I n s e r t i o c e n t r a l i s). Doch sind Ausnahmen von der Regel nichts Seltenes. So unterscheidet man noch eine I n s e r t i o m a r g i n a l i s und eine I n s e r t i o v e l a m e n t o s a. Im ersten Fall verbindet sich die Nabelschnur mit dem Rande des Mutterkuchens; im zweiten Fall trifft sie überhaupt nicht mit dem Mutterkuchen zusammen, sondern heftet sich in geringerer oder grösserer Entfernung von seinem Rand an die Eihäute selbst an und sendet von da die sich ausbreitenden starken Verzweigungen ihrer Gefässe nach der Placentarstelle hin.

Durch den Besitz einer langen, dünnen Nabelschnur unterscheidet sich der Mensch fast von allen übrigen Säugethieren. Ihre Entstehung wird beim Menschen durch die mächtige Ausdehnung des Amnionsackes hervorgerufen. Während derselbe Anfangs dem embryonalen Körper dicht aufliegt, hat er sich später so ausgedehnt (vergl. Fig. 124 und Fig. 123), dass er die ganze Höhle der Eiblase ausfüllt und sich überall der Innenfläche des Chorion fest anschmiegt. Hierdurch werden mehr und mehr die übrigen Gebilde, welche aus dem Hautnabel des Embryo in die ausserembryonale Leibeshöhle treten und sich zum Chorion begeben, wie der Dottersack mit seinen Gefässen, der dünne Allantoiscanal mit seiner Bindegewebshülle und den Nabelgefässen, vom Amnion umwachsen und schliesslich zu einem dünnen Strang zusammengedrängt.

Anfangs ist die Nabelschnur kurz, indem sie in gerader Richtung den Bauchnabel des Embryo mit den Eihüllen verbindet; später verlängert sie sich in hohem Grade und legt sich dabei in dem Fruchtwasser in Windungen.

Ihr Bau wechselt zu den verschiedenen Zeiten der Schwangerschaft entsprechend den Veränderungen, welche der Dottersack und die Allantois mit ihren Gefässen erleiden.

Eine genauere Beschreibung ihres feineren Baues will ich nur vom Ende der Schwangerschaft geben und hierbei folgende Theile näher in das Auge fassen: 1) die WHARTON'sche Sulze, 2) die Nabelgefässe, 3) die Reste der Allantois, des Dottergangs, der Vasa omphalomesenterica, 4) die Amnionscheide.

1) Die WHARTON'sche Sulze bildet die gemeinsame Grundmasse, in welcher die übrigen Theile eingebettet sind. Sie stellt ein Gallert- oder Schleimgewebe dar. In einer weichen, gallertigen Substanz verlaufen Züge von Bindegewebsfibrillen und elastischen Fasern, die, je jünger die Nabelschnur ist, um so spärlicher entwickelt sind. Sie sind untereinander zu einem Netzwerk verbunden, dessen Maschen an einzelnen Stellen enger als an anderen sind. Auf diese Weise kommen in der Sulze mehrere festere, besonders unterschiedene Stränge zu Stande.

Die Zellen des gallertigen Bindegewebes sind theils spindelige, theils sternförmige Elemente, letztere mit weithin verzweigten Ausläufern.

2) Die Nabelgefässe bestehen aus zwei starken Arterien (Art. umbilicales), welche das Blut vom Embryo in den Mutterkuchen führen, und aus einer weiten Vena umbilicalis, in welcher das Blut wieder zum Embryo, nachdem es den Placentarkreislauf durchgemacht hat, zurückfliesst. Die beiden Arterien sind in Spiraltouren, wie die Nabelschnur selbst, aufgewunden und untereinander durch eine Queranastomose nahe an ihrem Eintritt in den Mutterkuchen verbunden. Sie sind sehr contractil und zeigen eine dicke, aus Quer- und Längsfasern zusammengesetzte Muskelhaut (Tunica muscularis).

3) Der Allantoiskanal und der Dottergang, welche in den ersten Monaten der Schwangerschaft wesentliche Bestandtheile der Nabelschnur sind, bilden sich später zurück und sind am Ende des embryonalen Lebens nur noch in unbedeutenden Resten vorhanden, wie von Kölliker, Ahlfeld und Ruge gezeigt worden ist. Die Canäle verlieren ihr Lumen; es entstehen in der Wharton'schen Sulze solide Stränge von Epithelzellen, schliesslich schwinden dieselben auch noch zum Theil, so dass nur hie und da sich Züge und Nester von Epithelzellen erhalten haben. Die Dottergefässe (Vasa omphalo-mesenterica), welche am Anfang der Entwicklung eine Rolle spielen, werden bald unansehnlich und treten hinter den mehr und mehr sich vergrössernden Nabelgefässen zurück. In der reifen Nabelschnur sind sie sehr selten nachzuweisen (Ahlfeld); gewöhnlich sind sie vollständig rückgebildet.

4) Am Anfang der Entwicklung bildet das Amnion um den Allantoiscanal und Dottergang eine Scheide, die sich abtrennen lässt. Später ist die Scheide mit der Wharton'schen Sulze fest verschmolzen, die Ansatzstelle am Nabel ausgenommen, an welcher sie sich eine kurze Strecke weit als besonderes Häutchen abziehen lässt.

Verhalten der Eihäute während und nach der Geburt.

Zum Schluss der Besprechung der Eihäute mögen schliesslich noch einige Bemerkungen über ihr weiteres Schicksal bei der Geburt einen Platz finden.

Am Ende der Schwangerschaft, mit Beginn der Wehen, erhalten die Eihüllen, welche um den Embryo eine mit Fruchtwasser gefüllte Blase herstellen, einen Riss, sowie die Zusammenziehungen der Muskulatur der Gebärmutter eine gewisse Stärke erreicht haben. Der Riss entsteht gewöhnlich an der Stelle, wo die Blasenwand durch den Muttermund nach aussen hervorgepresst wird. In Folge dessen fliesst jetzt das Fruchtwasser ab.

Unter weiterem und verstärktem Fortgang der Wehen wird hierauf das Kind durch den Riss der Eihüllen hindurch aus der Gebärmutter ausgetrieben, es wird geboren, während Mutterkuchen und Eihüllen meist noch kurze Zeit in der Uterushöhle zurückbleiben. Gleich nach der Geburt muss die Verbindung zwischen Kind und Eihüllen künstlich getrennt werden, indem die Nabelschnur in einiger Entfernung vom Nabel unterbunden und abgeschnitten wird.

Schliesslich lösen sich auch noch die Eihüllen mit der Placenta von der Innenfläche der Gebärmutter ab und werden durch die letzten Wehen als sogenannte Nachgeburt nach aussen entleert. Die Ablösung findet in der spongiösen Schicht der Decidua vera und Decidua

serotina statt, etwa in der Gegend, welche in dem von Leopold gegebenen Schema (Tafel II) als Trennungslinie bezeichnet ist. Die Nachgeburt setzt sich sowohl aus den kindlichen als auch aus den mütterlichen Eihäuten zusammen, die untereinander ziemlich fest verwachsen sind: 1) aus dem Amnion, 2) dem Chorion, 3) der Decidua reflexa, 4) der Decidua vera, 5) dem Mutterkuchen (Placenta uterina und Placenta foetalis). Trotz der Verwachsung ist eine theilweise Loslösung der einzelnen Häute von einander noch möglich.

Nach der Geburt stellt die Innenfläche der Gebärmutter eine einzige grosse Wundfläche dar, da zahlreiche Blutgefässe bei der Ablösung der Placenta und der Deciduae zerrissen worden sind. Auch in den ersten Tagen des Wochenbettes stossen sich noch von ihr Fetzen der bei der Geburt zurückgebliebenen spongiösen Schicht der Decidua vera und serotina ab. Nur die tiefste Lage der Schleimhaut erhält sich unmittelbar auf der Muskulatur der Gebärmutter. Dieselbe besitzt noch Reste des cylindrischen Epithels der Uterindrüsen, wie schon früher hervorgehoben wurde. Im Laufe mehrerer Wochen wandelt sie sich unter lebhaften Wucherungsprocessen in eine normale Schleimhaut wieder um, wobei wahrscheinlich das Epithel ihrer Oberfläche aus den erhalten gebliebenen Resten des Drüsenepithels seinen Ursprung nimmt.

Zusammenfassung.

1) Das menschliche Ei setzt sich gewöhnlich im Grund der Gebärmutter (Fundus uteri) zwischen den beiden Einmündungen der Eileiter fest und wird von Falten der Schleimhaut umwachsen und in eine Kapsel eingeschlossen.

2) Die Schleimhaut der Gebärmutter bildet sich zu den mütterlichen Hüllen für das Ei, den Deciduae, aus, die als Decidua serotina, reflexa und vera unterschieden werden.

a) Die Decidua serotina ist der Theil der Schleimhaut, welchem das Ei nach seinem Eintritt in die Gebärmutter direct auflagert und an welchem sich später der Mutterkuchen entwickelt.
b) Die Decidua reflexa ist der um das Ei herumgewucherte Theil.
c) Die Decidua vera entsteht aus der übrigen, die Gebärmutterhöhle auskleidenden Schleimhaut.

3) Bei der Bildung der Deciduae oder hinfälligen Eihäute erleidet die Uterusschleimhaut tiefgreifende Veränderungen ihrer Structur und sondert sich unter starker Wucherung der Uterindrüsen und unter theilweisem Schwund ihres Epithels in eine innere, compacte und in eine äussere, spongiöse Schicht.

4) Aus der Wand der Keimblase, soweit sie nicht zur Bildung des Embryo selbst verwandt wird, entwickeln sich die kindlichen Eihüllen, die im Ganzen mit den Eihüllen der übrigen Säugethiere an Zahl und in der Art ihrer Entstehung übereinstimmen, im Einzelnen aber nicht unwichtige Modificationen darbieten, die im Wesentlichen folgende sind:

a) Das Amnion schliesst sich von vorn nach hinten, bleibt am hinteren Ende des Embryo durch einen kurzen Zipfel mit der serösen Hülle (dem späteren Chorion) verbunden und trägt so zur Entstehung des sogenannten Bauchstiels menschlicher Embryonen bei.

b) Die Allantois wächst nicht als freie Blase in den ausserembryonalen Theil der Leibeshöhle hinein, sondern schiebt sich als enger Canal an der unteren Fläche des in einen Zipfel ausgezogenen Amnion bis zum Chorion hin und liefert so den Haupttheil des Bauchstiels.

c) Der Dottersack wird zu einem ausserordentlich kleinen Bläschen und steht durch einen langen, fadenförmigen Stiel (den Dottergang) mit dem embryonalen Darm in Verbindung.

d) Durch Vergrösserung des Amnion, welches schliesslich die ganze Eiblase ausfüllt (Zunahme des Fruchtwassers), werden Allantoiscanal und Dottergang mit den Nabel- und Dottergefässen vollständig umwachsen und mit der Amnionscheide umgeben, wodurch die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) entsteht, eine strangförmige Verbindung zwischen der Innenfläche der Eihaut und dem Bauchnabel des Embryo.

e) Die seröse Hülle entwickelt ausserordentlich frühzeitig (2. Woche) Zotten auf ihrer ganzen Oberfläche und wird, indem das Bindegewebe der Allantois in sie hineinwächst, zur Zottenhaut (Chorion).

f) Die Zottenhaut sondert sich in ein Chorion laeve und ein Chorion frondosum:

α) Zum Chorion laeve wird derjenige Theil, welcher der Decidua reflexa anliegt und mit ihr sich durch die im Wachsthum zurückbleibenden Zöttchen fest verbindet.

β) Zum Chorion frondosum gestaltet sich der an die Decidua serotina angrenzende Abschnitt, in welchem die Zöttchen zu mächtigen, vielfach verzweigten Büscheln auswachsen.

5) Dadurch, dass die Zottenbüschel des Chorion frondosum in die Decidua serotina hineindringen und sich mit ihr fest verbinden, entsteht ein besonderes Ernährungsorgan für den Embryo, der Mutterkuchen oder die Placenta.

6) An der Placenta unterscheidet man den kindlichen und den mütterlichen Antheil: 1) die Placenta foetalis oder das Chorion frondosum und 2) die Placenta uterina oder die ursprüngliche Decidua serotina.

a) Die Placenta foetalis besteht

erstens aus der Membrana chorii, in welcher sich die Hauptäste der Umbilicalgefässe ausbreiten und an welcher sich die Nabelschnur gewöhnlich in der Mitte (Insertio centralis), seltener am Rand (Insertio marginalis), noch seltener vom Rand entfernt (Insertio velamentosa) ansetzt.

Zweitens besteht sie aus Büscheln von Chorionzotten, von denen die Haftwurzeln mittelst ihrer Enden mit der Uterusschleimhaut fest verwachsen sind, während die freien Ausläufer in die cavernösen Bluträume der Placenta uterina hineinhängen.

b) Die Placenta uterina setzt sich wie die Decidua vera aus einer compacten, bei der Geburt sich ablösenden Schicht (Pars caduca)

und aus einer spongiösen Schicht zusammen, in welcher die Ablösung erfolgt und von der ein Theil auf der Muskulatur zurückbleibt (Pars fixa).

Die compacte Schicht (Basalblatte WINKLER's) sendet Scheidewände (Septa placentae) zwischen die Chorionzotten hinein und theilt sie dadurch in einzelne Bündel, die Cotyledonen, ab.

Zwischen Arterien und Venen, die in der Basalplatte und den Septen ihren Weg nehmen, sind ausserordentlich weite Blutgefässräume eingeschaltet, in welche die Zotten frei hineinzuhängen scheinen.

Die Blutgefässräume sind sehr wahrscheinlich ausserordentlich erweiterte mütterliche Capillaren, in welchem Falle man erwarten darf, dass die Chorionzotten auf ihrer Oberfläche noch von einer sehr dünnen Schicht mütterlichen Gewebes überzogen werden, wie auch von einigen Seiten angenommen wird.

7) Bei der Geburt lösen sich die Deciduae oder hinfälligen Eihäute innerhalb der spongiösen Schicht von der Gebärmutter ab und bilden nebst den kindlichen Eihüllen und dem Mutterkuchen die Nachgeburt.

8) Eine normale Schleimhaut entwickelt sich in den ersten Wochen nach der Geburt aus den auf der Muskulatur zurückgebliebenen Resten der spongiösen Schicht und den Resten der Uterindrüsen, aus deren Epithel sich wahrscheinlich das Schleimhautepithel wieder regenerirt.

Literatur.

Friedr. Ahlfeld. *Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XIII.* 1878.

Herm. Beigel *u.* **Ludw. Loewe.** *Beschreibung eines menschlichen Eichens aus der 2. bis 3. Woche der Schwangerschaft. Archiv f. Gynäkologie Bd. XII.* 1877.

Beigel. *Der drittkleinste bisher bekannte menschliche Embryo. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XIII.* 1878.

K. Breus. *Ueber ein menschliches Ei aus der 2. Woche der Gravidität. Wiener medicinische Wochenschrift.* 1877.

M. Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés.* 1847—59.

A. Ecker. *Icones Physiologicae. Leipzig* 1852—59.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der äusseren Formen jüngster menschlicher Embryonen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1880.

H. Fol. *Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes. Recueil zool. Suisse. Tom. I.*

Gottschalk. *Ein Uterus gravidus aus der fünften Woche der Lebenden entnommen. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XXIX.*

His. *Zur Kritik jüngerer menschlicher Embryonen. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte Jahrgang* 1880.

Derselbe. Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig. 1880. 1882.

Kastschenko. *Das menschliche Chorionepithel und dessen Rolle bei der Histogenese der Placenta. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1885.

A. Kölliker. *Der W. Krause'sche menschliche Embryo mit einer Allantois. Ein Schreiben an Herrn Prof. His. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth.* 1882.

K. Köster. *Ueber die feinere Structur der menschlichen Nabelschnur. Inaugural-Diss. Würzburg* 1868.

Kollmann. *Die menschlichen Eier von* 6 *mm Grösse. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. Jahrg.* 1879.

Hans Kundrat *u.* **G. J. Engelmann.** *Untersuchungen über die Uterusschleimhaut. Medicin. Jahrbücher. Wien* 1873.

W. Krause. *Ueber die Allantois des Menschen. Archiv f. Anat. u. Physiol.* 1875.
Derselbe. Ueber zwei frühzeitige menschliche Embryonen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Vol. XXXV. 1880.
Derselbe. Ueber die Allantois des Menschen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. 36. 1881.
Th. Langhans. *Zur Kenntniss der menschlichen Placenta. Archiv f. Gynäkologie. Bd. I.*
Derselbe. Die Lösung der mütterlichen Eihäute. Archiv f. Gynäkologie. Bd. VIII. 1875.
Derselbe. Untersuchungen über die menschliche Placenta. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Jahrgang 1877.
Derselbe. Ueber die Zellschicht des menschlichen Chorion. Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festgabe für Jacob Henle. 1882.
G. Leopold. *Studien über die Uterusschleimhaut während Menstruation, Schwangerschaft und Wochenbett. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XI. u. XII.* 1877.
Derselbe. Die Uterusschleimhaut während der Schwangerschaft u. der Bau der Placenta. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XI. 1877.
L. Loewe. *In Sachen der Eihäute jüngster menschlicher Eier. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XIV.* 1879.
Charles S. Minot. *Bemerkungen zu dem Schröder'schen Uteruswerke. Anatomischer Anzeiger.* 1887. *Nr.* 1.
Reichert. *Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande, nebst vergleichenden Untersuchungen über die bläschenförmigen Früchte der Säugethiere u. des Menschen. Abhandlungen der königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin.* 1873.
Romiti. *Ueber die Structur der menschlichen Placenta. Atti della R. Academia dei Filocritici di Siena. Vol. III. Referat in Schwalbe's Jahresbericht.* 1879.
Carl Ruge. *Die Eihüllen des in der Geburt befindlichen Uterus. S.* 113—151 *in* **Karl Schröder.** *Der schwangere und kreissende Uterus. Bonn* 1886.
B. S. Schultze, *Die genetische Bedeutung der velamentalen Insertion des Nabelstranges. Jenaische Zeitschrift. Bd. III.* 1867.
Derselbe. Das Nabelbläschen, ein constantes Gebilde in der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes. Leipzig. 1861.
Derselbe. Ueber velamentale und placentale Insertion der Nabelschnur. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XXX.
Allen Thomson. *Contributions to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week after conception with a description of some early ova. Edinburgh Med. Surg. Journal Vol. LII.* 1839.
Turner. *Observations on the structure of the human placenta. The journal of anatomy and physiology. Vol. VII.* 1873,
Derselbe. Some general observations on the placenta with especial reference to the theory of evolution. The journal of anatomy and physiology. Vol. XI. 1877.
Derselbe. On the placentation of the Apes with a comparison of the structure of their placenta with that of the human female. Philosophical Transactions of the Royal society of London. 1878. *Vol.* 169. *P. II.*
Virchow. *Gesammelte Abhandlungen zur wissenschaftlichen Medicin. Frankfurt a. M.* 1856.
Waldeyer. *Ueber den Placentarkreislauf des Menschen. Sitzungsberichte der kgl. preuss. Akad. d. W. zu Berlin. Heft VI.* 1887. 3. *Februar.*
A. Walker. *Der Bau der Eihäute bei Graviditas abdominalis. Virchow's Archiv. Bd. CVII.*
Winkler. *Zur Kenntniss der menschlichen Placenta. Archiv f. Gynäkologie. Bd. IV.* 1872.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 371

ZWEITER HAUPTTHEIL.

Im ersten Theil des Lehrbuchs, welcher über die grundlegenden Anfangsprocesse der Entwicklung handelte, wurde gezeigt, wie aus den embryonalen Zellen, den Abkömmlingen des Furchungsprocesses, mehrere Zellenschichten, das obere, das mittlere und das untere Keimblatt und das in alle Lücken zwischen ihnen sich hineinschiebende Zwischenblatt gebildet werden. Im weiteren Fortgang der Entwicklung geht jede dieser Hauptschichten, welche Carl Ernst v. Baer die Fundamentalorgane des thierischen Körpers genannt hat, eine Reihe mannichfaltiger Veränderungen ein und wandelt sich in Folge derselben allmählich in die einzelnen Organe des fertigen Körpers um.

Das Studium der Organentwicklung bildet das Thema für den zweiten Theil dieses Lehrbuchs.

Eine Eintheilung des hier vorzutragenden umfangreichen Materials wird am besten vorgenommen im Hinblick auf die einzelnen Keimblätter, von denen sich die verschiedenen Organe ableiten lassen, wie dies zuerst von Remak in seinem bahnbrechenden Werk „Untersuchung über die Entwicklung der Wirbelthiere“ versucht worden ist.

Von vornherein muss aber hierbei darauf aufmerksam gemacht werden, dass das Eintheilungsprincip der Organe nach den Keimblättern nur mit einer gewissen Einschränkung durchführbar ist. Denn die fertigen Organe des Erwachsenen sind gewöhnlich zusammengesetzte Bildungen, die sich nicht aus einer, sondern aus zwei oder sogar aus drei embryonalen Schichten aufbauen. So entwickelt sich zum Beispiel der Muskel aus Zellen des mittleren Keimblattes und des Zwischenblattes. Die Zähne entstehen aus letzterem und dem äusseren Keimblatt, der Darmcanal mit seinen Drüsen enthält Elemente aus 3 Schichten, aus dem inneren und dem mittleren Keimblatt, sowie aus dem Zwischenblatt. Wenn man trotzdem diese Organe als Abkömmlinge eines Keimblattes aufführt, so geschieht dies aus dem Grund, weil die verschiedenen Gewebe für den Aufbau und die Function eines Organs von ungleicher Bedeutung sind und die wichtigen Bestandtheile vorzugsweise von einem Keimblatt geliefert werden. So wird die Structur und die Function der Leber oder des Pancreas in erster Linie von den Drüsenzellen bestimmt, welche vom inneren Keimblatt abstammen, während Bindegewebe, Blutgefässe, Nerven, seröser Ueberzug zwar auch zum

Ganzen der genannten Drüse hinzugehören, aber von minderer Bedeutung sind, weil auf ihnen nicht die characteristischen Eigenschaften einer Leber oder eines Pancreas beruhen. In der Anatomie und Physiologie des Muskels ist das Muskelgewebe, bei den Sinnesorganen das Sinnesepithel das Bedeutungsvollere.

Von derartigen Gesichtspunkten geleitet, hat man ein gutes Recht, die Drüsen des Darms als Organe des inneren Keimblattes, die Muskeln, Geschlechts- und Harnorgane als dem mittleren Keimblatt angehörig und das Nervensystem mit den Sinnesorganen als Producte des äusseren Keimblattes zu bezeichnen.

Somit gliedert sich die Lehre von der Entwicklungsgeschichte der Organe des thierischen Körpers in vier Hauptabschnitte:

1) in die Lehre von den Bildungsproducten des inneren Keimblattes,
2) des mittleren Keimblattes,
3) des äusseren Keimblattes,
4) des Zwischenblattes.

VIERZEHNTES CAPITEL.

Die Organe des inneren Keimblattes.

Das Darmrohr mit seinen Anhangsorganen.

Nach Abschluss der Keimblätterbildung und der im zehnten Capitel dargestellten ersten Gliederungsprocesse besteht der Körper der Wirbelthiere aus zwei einfachen in einander gesteckten Röhren (Taf. I Fig. 7 u. 10), aus dem inneren kleineren Darmrohr und aus dem durch die Leibeshöhle (*lh'*) von ihm getrennten Rumpfrohr, von denen ein jedes aus mehreren der primitiven Zellschichten des Keimes gebildet wird.

Das Darmrohr, dessen weitere Entwicklung uns zunächst beschäftigen wird, setzt sich aus zwei Epithelblättern zusammen, aus dem Darmdrüsenblatt und dem die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle liefernden visceralen Mittelblatt, beide von einander geschieden durch das um diese Zeit noch wenig entwickelte Zwischenblatt. Von den 3 Schichten ist ohne Frage das Darmdrüsenblatt die wichtigste, da von ihm die weiteren Sonderungsprocesse in erster Linie ausgehen und da von der Thätigkeit seiner Zellen die physiologischen Leistungen des Darmcanals bestimmt werden.

Die Veränderungen, die im weiteren Verlauf der Entwicklung eintreten, lassen sich am besten in 2 Gruppen sondern. Erstens tritt das Darmrohr mit der Körperoberfläche durch eine grössere Anzahl von Oeffnungen, durch Schlundspalten, durch Mund und After, in Verbindung. Zweitens wächst es ausserordentlich in die Länge und sondert sich hierbei in Speiseröhre, Magen, Dünn- und Dickdarm mit ihren eigenthümlich umgeänderten Aufhängebändern (Mesenterien und Netzen). Drittens nehmen aus und in den Wandungen des Darmrohrs zahlreiche meist zu dem Verdauungsgeschäft in Beziehung stehende Organe ihren Ursprung.

I. Die Bildung des Mundes, der Schlund- oder Kiemen-Spalten und des Afters.

Am Anfang der Entwicklung öffnet sich das Darmrohr an der Oberfläche des Keimes durch den Urmund (Primitivrinne), welcher den Ort bezeichnet, an welchem sich auf dem Stadium der Keimblase das innere und das mittlere Keimblatt eingestülpt haben (Cap. V u. VI, Fig. 38, 41, 47, 54, 67 *u*). Diese Oeffnung ist aber nur eine vergängliche Bildung.

Am späteren hinteren Ende der Embryonalanlage gelegen, wird sie zuerst von den Medullarwülsten umwachsen und stellt vorübergehend eine Verbindung zwischen Darm- und Nervenrohr dar, den Canalis neurentericus (Fig. 58 *cn*, 69, 74 *ne*). Darauf schliesst sie sich vollständig, durch Zusammenwachsen der Urmundränder.

Von einigen Seiten wird behauptet, dass bei einzelnen Wirbelthieren (Petromyzon, mehreren Amphibien) der Urmund bestehen bleibt und zum After des ausgebildeten Thieres wird.

Am bleibenden Darm aber entstehen an seinem vorderen und nahe seinem hinteren Ende neue, theils unpaare, theils paarige Oeffnungen, indem an verschiedenen Stellen die Darmwand mit der Rumpfwand verschmilzt, sich verdünnt und nach aussen durchbricht. Unpaare Oeffnungen sind Mund und After, paarig die Schlund-, Kiemen- oder Visceralspalten. Am frühzeitigsten legen sich in der Kopf- und Halsgegend der Mund und die Kiemenspalten an, welche auch für die äussere Formgestaltung des Embryo von grosser Wichtigkeit sind, da mit ihrem Auftreten die Kopf- und Halsgegend unterscheidbar werden.

A. Die Entwicklung des Mundes.

Bei allen Wirbelthieren senkt sich die Epidermis an der unteren Seite der Kopfanlage, die anfänglich wie ein abgerundeter Höcker aussieht, zu einer kleinen flachen Grube ein (Taf. I Fig. 11 u. Fig. 130) und wächst dem blinden Ende der Kopfdarmhöhle (*kd*) entgegen. Indem das zwischenliegende Gewebe im Grunde der Mundbucht schwindet, stossen Epidermis und Darmdrüsenblatt unmittelbar zusammen und verwachsen zu einer dünnen Haut, welche Remak als Rachenhaut (Fig. 130 *rh*) beschrieben hat. Durch Einreissen derselben und unter Rückbildung der unter dem Namen der primitiven Gaumensegel bekannten Fetzen wird hierauf die Communication nach aussen hergestellt (Taf. I Fig. 4 und 7 *m*).

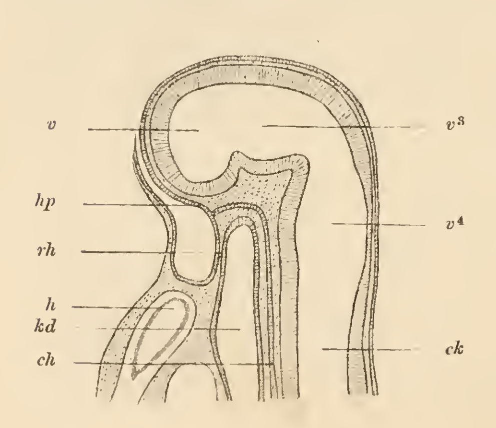


Fig. 130. Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchenembryos. Nach Mihalkovics.

rh Rachenhaut. *hp* Stelle, von der aus sich die Hypophyse entwickelt. *h* Herz. *kd* Kopfdarmhöhle. *ch* Chorda. *v* Ventrikel des Grosshirns. v^3 Dritter Ventrikel des Zwischenhirns. v^4 Vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirns. *ck* Centralcanal des Rückenmarks.

Beim Hühnchen macht sich die Mundbucht schon am zweiten Tage der Bebrütung bemerkbar, nachdem kurz zuvor sich das vordere Ende der Embryonalanlage als Kopfhöcker vom ausserembryonalen Theil der Keimblätter abgeschnürt hat. Das Zerreissen der Rachenhaut erfolgt am vierten Tage. Bei Kaninchenembryonen von 9 Tagen ist die Rachenhaut noch

nicht durchbrochen. Für den Menschen hat His dieses frühzeitige Stadium an einem Embryo (*Lg*) genau untersucht, dessen Alter er auf 12 Tage schätzt.

Bei allen amnioten Wirbelthieren zeigt der Eingang zur Mundbucht (Fig. 131 *Mb*) eine sehr ähnliche Form und erscheint als ein weites fünfeckiges Loch, das von fünf Wülsten umgeben wird, deren Kenntniss für die Bildungsgeschichte des Gesichts von grosser Wichtigkeit ist.

Von den fünf Wülsten ist einer unpaar, der Stirnfortsatz, ein breiter, abgerundeter Höcker, der die Mundbucht von oben her begrenzt. Seine Entstehung hängt mit der Entwicklung des Centralnervensystems zusammen, das bis an das vorderste Ende der Embryonalanlage reicht und sich hierselbst zu den Hirnblasen ausgebildet hat (Fig. 132 *gh*, *zh*, *mh*). Auf einem Längsdurchschnitt untersucht, schliesst daher der Stirnfortsatz auf diesem Stadium eine weite, zum Nervenrohr gehörige Höhle ein und stellt eine Blase dar, die aus 3 Schichten, aus der Epidermis, einer Mesenchymlage und aus der verdickten epithelialen Wand des Nervenrohrs zusammengesetzt wird. Primäre Mundhöhle und Gehirnanlage (Fig. 132) grenzen am Anfang der Entwicklung dicht an einander, durch eine dünne Gewebsschicht getrennt, in deren Bereich sich später unter Anderem auch die Schädelbasis anlegt.

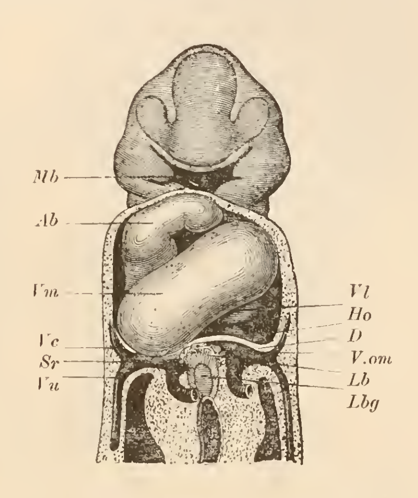


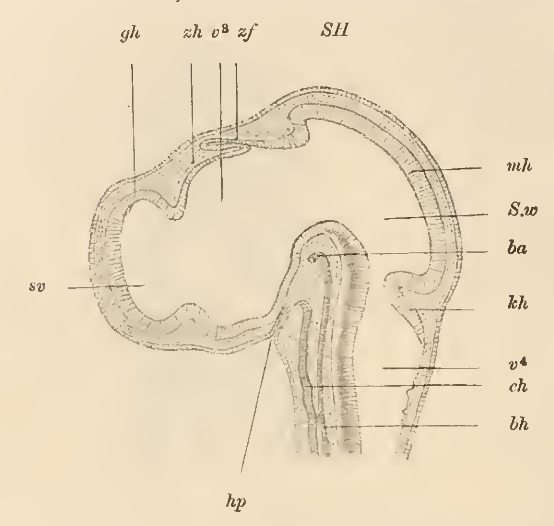
Fig. 131. Menschlicher Embryo (*Lg* His) von 2,15 mm Nackenlänge. Constructionsbild nach His (Menschliche Embryonen). Vergr. 40.

Mb Mundbucht. *Ab* Aortenbulbus. *Vm* Ventrikelmitteltheil. *Vc* Vena cava superior oder Ductus Cuvieri. *Sr* Sinus reuniens. *Vu* Vena umbilicalis. *Vl* linker Theil des Ventrikels. *Ho* Herzohr. *D* Diaphragma. *V.om* Vena omphalomesenterica. *Lb* solide Leberanlage. *Lbg* Lebergang.

Die vier übrigen Wülste (Fig. 131) sind paarige Bildungen, welche die Mundbucht von der Seite und von unten her umgeben. Sie werden hervorgerufen durch Wucherungen des embryonalen Bindegewebes, in welchen stärkere Blutgefässe ihren Weg nehmen. Nach ihrer Lage werden sie als Oberkiefer- und als Unterkieferfortsätze unterschieden. Die ersteren setzen sich jederseits unmittelbar an den Stirnfortsatz an und sind von ihm durch eine Rinne getrennt, die in einem späteren Capitel zu besprechende Augennasenfurche, welche in schräger Richtung nach oben und aussen zu der Gegend des Gesichtes zieht, in welcher sich das Auge anlegt. Gegen die Oberkiefer- setzen sich die Unterkiefer-Fortsätze durch einen Einschnitt ab, welcher dem Ort der späteren Mundwinkel entspricht. Beide Fortsätze jeder Seite bilden zusammen den Schlund- oder häutigen Kieferbogen.

Vor dem Durchbruch der Rachenhaut hat sich die Mundbucht noch mehr vertieft, doch nur in ihrem oberen Bereich, während sie nach dem

Unterkieferbogen zu seicht ausläuft. Es hängt dies mit Krümmungen zusammen, von denen bei allen amnioten Wirbelthieren sowie bei den Elasmobranchiern der die Hirnblasen einschliessende und über dem Eingeweiderohr gelegene Theil des Kopfes betroffen wird. Das vordere Ende desselben nämlich biegt sich nach der Bauchseite des Embryo zu ein und bildet schliesslich mit der hinteren Kopfhälfte einen rechten Winkel. (Fig. 132.) In Folge dessen wird diejenige Stelle, an welcher sich die sogenannte vordere Kopfkrümmung vollzogen hat und an welcher hintere und vordere Kopfhälfte in einander umbiegen, zu einer Erhabenheit, dem Scheitelhöcker, *SH*. Letzterer schliesst die mittelste der Hirnblasen (*mh*), das spätere Mittelhirn, ein. Ferner legt sich in Folge der Einkrümmung der Stirnfortsatz mehr von oben und vorn über die Mundbucht herüber, wodurch er zu ihrer Vertiefung beiträgt.



Wie nun His für den menschlichen Embryo gezeigt hat, geht die Rachenhaut, ehe sich der Durchbruch an ihr vollzieht, vom Unterkieferbogen aus, schräg nach hinten und oben und setzt sich an der Einbiegung (*hp*) fest, an welcher vorderer und hinterer Kopftheil in Folge der Krümmung rechtwinklig in einander umbiegen. Hier erhält sich auch nach dem Einreissen der Rachenhaut vor ihrer Anheftungsstelle eine kleine Grube und bildet die Rathke'sche Tasche. (Fig. 132 *hp*.)

Fig. 132. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines $4^1/_2$ Tag bebrüteten Hühnchens. Nach Mihalkovics.

SH Scheitelhöcker. *sv* Seitenventrikel. v^3 Dritter Ventrikel. v^4 Vierter Ventrikel. *Sw* Sylvische Wasserleitung. *gh* Grosshirnbläschen. *zh* Zwischenhirn. *mh* Mittelhirn. *kh* Kleinhirn. *zf* Zirbelfortsatz. *hp* Hypophysentasche (Rathke'sche Tasche). *ch* Chorda. *ba* Basilararterie.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die vor der Rachenhaut gelegene Mundbucht, und das hinter ihr befindliche vordere Ende des Kopfdarms keineswegs den in der Anatomie des Erwachsenen als Mund- und Rachenhöhle unterschiedenen Räumen entsprechen. Denn die Zunge, welche man in der Anatomie als am Boden der Mundhöhle gelegen beschreibt, entwickelt sich aus dem hinter der Rachenhaut befindlichen Gebiet des embryonalen Vorderdarms. Die Gegend der Rathke'schen Tasche aber, welche zur embryonalen Mundbucht gehört, wird beim Erwachsenen zum Gebiet der Rachenhöhle gerechnet.

Im Uebrigen lässt sich in Folge des frühzeitigen und vollständigen Schwundes der Rachenhaut nicht mehr genau angeben, an welcher Stelle beim Erwachsenen der Uebergang der von der Epidermis ausgekleideten primitiven Mundbucht in die Epithelschicht des Darmrohrs zu suchen sei.

B. Die Entwicklung der Schlundspalten.

Während sich in der Umgebung der Mundbucht die beschriebenen Veränderungen vollziehen, treten unmittelbar hinter den Kieferbogen mehrere Schlundspalten auf jeder Seite des Rumpfes auf. Sie entwickeln sich bei den Elasmobranchiern, Teleostiern, Ganoiden und Amphibien sowie bei allen Amnioten in einer ziemlich übereinstimmenden Weise (Fig. 133, 134). Vom Epithel der Kopfdarmhöhle aus bilden sich tiefe Aussackungen (*sch*[1]—*sch*[6]), die den Kieferbogen parallel an der seitlichen Schlundwand von oben nach unten verlaufen. Sie drängen die mittleren Keimblätter, die bis in diese Gegend reichen, zur Seite und wachsen so bis an die Oberfläche hervor, wo sie mit der Epidermis in Verbindung treten. Diese senkt sich nun gleichfalls der Berührungsstelle entsprechend zu einer Furche ein (Fig. 133), so dass man innere, tiefere und äussere, mehr oberflächliche Schlund- oder Kiemenfurchen unterscheiden kann. Beide werden eine Zeit lang durch eine sehr dünne Verschlussmembran von einander getrennt, die aus zwei Epithelblättern, aus der Epidermis und dem Epithel der Kopfdarmhöhle, zusammengesetzt ist.

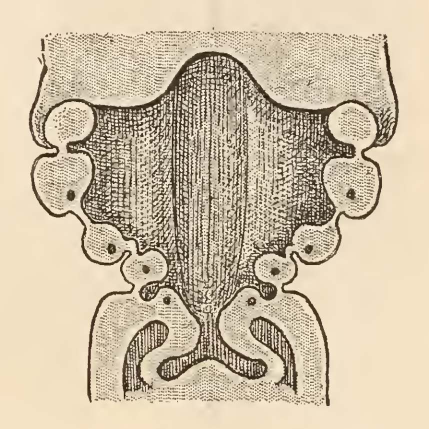


Fig. 133. Frontalconstruction des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo (*Bl* His) **von 4,25 mm Nackenlänge** aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30.
Das Bild zeigt vier äussere und vier innere Schlundfurchen mit den an ihrem Grund gelegenen Verschlussplatten. In den durch die Furchen getrennten Schlundbogen sieht man die Querschnitte des zweiten bis fünften Schlundbogengefässes. In Folge der stärkeren Entwicklung der vorderen Schlundbogen sind die hinteren schon etwas nach einwärts gedrängt.

Die Substanzstreifen, welche zwischen den einzelnen Schlundfurchen liegen (Fig. 133 u. 136), sind die häutigen Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen. Dieselben bestehen aus einer Achse, die dem mittleren Keimblatt und Mesenchym entstammt, und einem epithelialen Ueberzug, der nach der Rachenhöhle zu vom inneren Keimblatt, nach aussen vom äusseren Keimblatt geliefert wird. Ihrer Reihenfolge nach werden sie, da der die Mundhöhle umschliessende Wulst den ersten Schlundbogen bildet, als zweiter, dritter, vierter Schlundbogen u. s. w. unterschieden.

Bei allen wasserbewohnenden, durch Kiemen athmenden Wirbelthieren reisst bald nach der Anlage der Furchen die dünne epitheliale Verschlussmembran zwischen den Schlundbogen und zwar in der Reihenfolge ein, wie diese entstanden sind. Der Wasserstrom kann daher jetzt von aussen durch die durchgängig gewordenen Spalten oder Taschen in die Kopfdarmhöhle eindringen und, indem er an den Schleimhautflächen vorbeiströmt, zur Athmung verwandt werden. Es entwickelt sich jetzt zu beiden Seiten der Schlundspalten in der Schleimhaut ein oberflächliches dichtes capillares Gefässnetz, dessen Inhalt mit dem vorbeiströmenden Wasser in Gasaustausch tritt. Ausserdem faltet

sich die Schleimhaut zur Vermehrung ihrer respiratorischen Oberfläche in zahlreiche, dicht und parallel zu einander gestellte Kiemenblättchen, die aufs reichste mit Blutgefässnetzen versorgt sind. Auf diese Weise hat sich der vorderste, unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Abschnitt des Darmcanals in ein für das Wasserleben berechnetes Athmungsorgan umgewandelt.

Die wichtige Sonderung des Darmcanals in eine der Athmung dienende respiratorische Vorkammer und in einen sich daran schliessenden nutritorischen Abschnitt haben die Wirbelthiere und der Amphioxus mit einigen Wirbellosen (Tunicaten und Balanoglossus) gemein.

Bei den höheren amnioten Wirbelthieren werden äussere und innere Schlundfurchen nebst den sie trennenden Schlundbogen, wie schon hervorgehoben wurde, zwar ebenfalls angelegt, doch entwickeln sie sich hier niemals zu einem wirklich functionirenden Athmungsapparat; sie gehören daher in die Kategorie der rudimentären Organe; auf der Schleimhaut entstehen keine Kiemenblättchen, ja es scheint nicht einmal stets und überall zur Bildung durchgängiger Spalten zu kommen, indem sich zwischen den einzelnen Schlundbogen die dünne epitheliale Verschlussplatte in der Tiefe der äusserlich sichtbaren Furchen erhält. Hinsichtlich dieses Punktes gehen übrigens die Meinungen der Forscher, welche sich mit der Untersuchung der Schlundgegend in den letzten Jahren beschäftigt haben, weit auseinander. Während His, Born und Kölliker, ersterer mit aller Bestimmtheit, behaupten, dass die Verschlussplatte nicht einreisse, lassen Fol, de Meuron, Kastschenko u. A. wenigstens die zwei bis drei ersten Schlundspalten vorübergehend durchgängig werden.

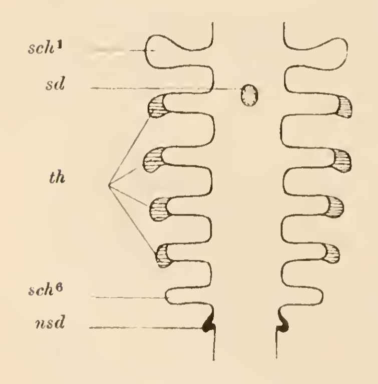


Fig. 134. Schema zur Entwicklung der Thymus, der Schilddrüse und der Nebenschilddrüsen und ihrer Beziehungen zu den Schlundtaschen von einem Haiembryo nach de Meuron.

*sch*¹, *sch*⁶ erste und sechste Schlundtasche. *th* Anlage der Thymus. *sd* Schilddrüse. *nsd* Nebenschilddrüse.

Die Anzahl der zur Anlage kommenden Schlundspalten ist in den einzelnen Classen der Wirbelthiere eine wechselnde. Die höchste Zahl treffen wir bei den Elasmobranchiern, bei denen sie sich auf 6 (Fig. 134), bei wenigen Arten sogar auf 7 und 8 beläuft. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien sinkt die Zahl auf 5. Bei den Vögeln, den Säugethieren und beim Menschen (Fig. 133 u. 136) werden nur 4 angelegt. Wir können daher im Allgemeinen sagen, dass von den niederen zu den höheren Wirbelthieren eine Reduction der zur Anlage gelangenden Schlundspalten stattgefunden hat. Im Hinblick auf diese Erscheinung und von anderen vergleichend-anatomischen Erwägungen geleitet, haben viele Forscher die Hypothese aufgestellt, dass bei den Vorfahren der Wirbelthiere der Schlunddarm von noch zahlreicheren Spalten, als sie jetzt selbst bei den Elasmobranchiern beobachtet werden, durchbohrt gewesen sei, dass ferner verkümmerte oder umgewandelte Reste in der Kopf- und Halsgegend noch aufzufinden seien.

van Bemmelen hat bei Embryonen verschiedener Selachier und Rochen hinter dem letzten Schlundbogen noch taschenartige Aussackungen der seitlichen Schlundwand beobachtet und sie für rudimentäre, nicht mehr zum Durchbruch gelangende Schlundspalten gedeutet. (Fig. 134 *nsd.*) Später entwickeln sich aus ihnen durch Wucherung des Epithels drüsige Organe, die Suprapericardialkörper (Bemmelen), welche in ihrem Bau der Schilddrüse ähnlich sind. Auch in dem Kopfabschnitt, welcher vor dem ersten Schlundbogen gelegen ist, hat nach der Ansicht verschiedener Forscher eine Rückbildung und eine Umbildung von Spalten stattgefunden. Namentlich hat Dohrn nach dieser Richtung verschiedene Hypothesen aufgestellt, für welche ich aber triftige Gründe vermisse: 1) dass der Mund durch Verschmelzung zweier Kiemenspalten entstanden sei, 2) dass auf Umbildung eines anderen Paares das Geruchsorgan zurückgeführt werden müsse, eine Ansicht, die auch von Marshall und mehreren Anderen getheilt wird, 3) dass ein Schwund von Kiemenspalten in der Gegend der Augenhöhle anzunehmen und die Augenmuskeln als Ueberreste von Kiemenmuskeln zu deuten seien.

Beim Hühnchen machen sich die Schlundfurchen im Laufe des dritten Tages der Bebrütung bemerkbar, anfänglich nur drei Paar, bis sich ihnen am Ende desselben Tages noch ein viertes Paar hinzugesellt.

Bei menschlichen Embryonen sind die Schlundfurchen am deutlichsten zu sehen, wenn sie eine Länge von 3—4 mm erreicht haben (His). (Fig. 136 u. 133.) Aeussere und innere Furchen sind hier tief eingegraben und von einander nur durch eine dünne, epitheliale Verschlussplatte getrennt; sie nehmen von vorn nach hinten an Länge ab. Von den sie trennenden Schlundbogen ist der erste der stärkste, der letzte der schwächste; sie bilden, im Frontalschnitt gesehen, zwei nach abwärts convergirende Reihen, so dass der Mundrachenraum sich in das Darmrohr trichterförmig verjüngt.

Von der vierten Entwicklungswoche ab beginnen die Schlundbogen dadurch, dass die beiden ersten stärker wachsen als die folgenden, sich gegen einander zu verschieben. (Fig. 135.) „Aehnlich den Zügen eines Fernrohrs rücken sie, wie His bemerkt, in der Weise über einander, dass, von aussen gesehen, der vierte Bogen zuerst vom dritten und dieser weiterhin vom zweiten umgriffen und zugedeckt wird, wogegen an der inneren, dem Rachen zugewendeten Fläche der vierte Bogen sich über den dritten,

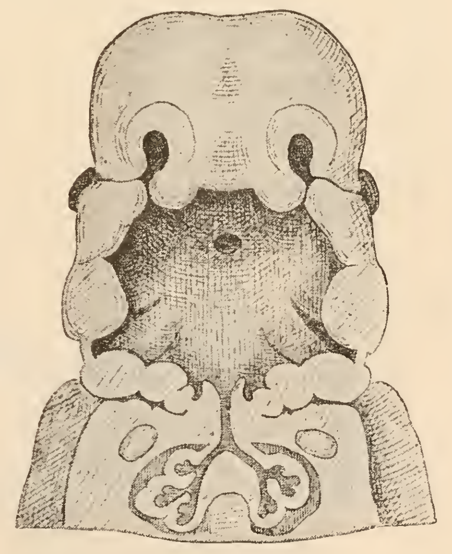


Fig. 135. Frontalconstruction des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo (*Rg* His) von 11,5 mm Nackenlänge. Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 12.

Der Oberkiefer ist perspectivisch, der Unterkiefer im Durchschnitt zu sehen. Die letzten Schlundbogen sind äusserlich nicht mehr zu sehen, da sie in die Tiefe der Halsbucht gerückt sind.

der dritte über den zweiten lagert". Demgemäss wird die relative Länge des Mundrachenraums bei den vorgerückteren Embryonen geringer als bei den jüngeren. In Folge dieses ungleichen Wachsthums, welches sich übrigens in ganz ähnlicher Weise auch bei Vögel- und Säugethierembryonen abspielt, bildet sich eine tiefe Grube an der Oberfläche und am hinteren Rande der Kopf-Halsgegend, die Halsbucht, Sinus cervicalis (Rabl) oder Sinus praecervicalis (His). (Fig. 135 u. 137 *hb*.) In der Tiefe und an der vorderen Wand derselben lagern der dritte

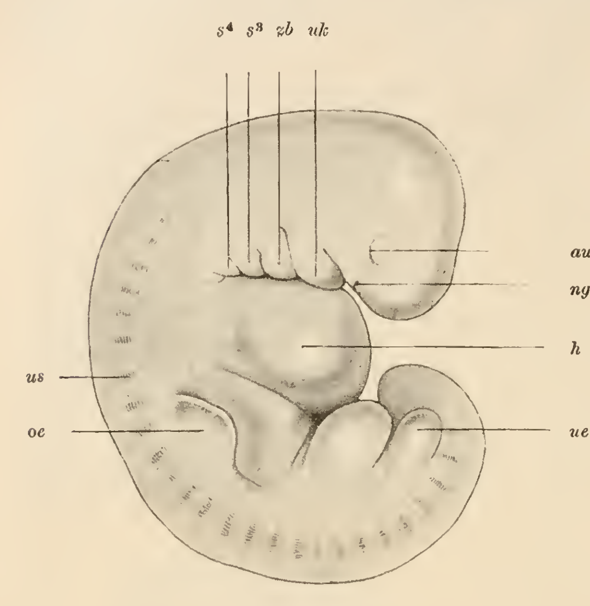


Fig. 136.

Fig. 136. Sehr junger menschlicher Embryo aus der vierten Woche von 4 mm Nackensteisslänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin 8 Stunden nach ihrem Tode entnommen. Nach Rabl.

au Auge. *ng* Nasengrube. *uk* Unterkiefer. *zb* Zungenbeinbogen. s^3, s^4 dritter, vierter Schlundbogen. *h* durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand. *us* Grenze zweier Ursegmente *oe*, *ue* obere, untere Extremität.

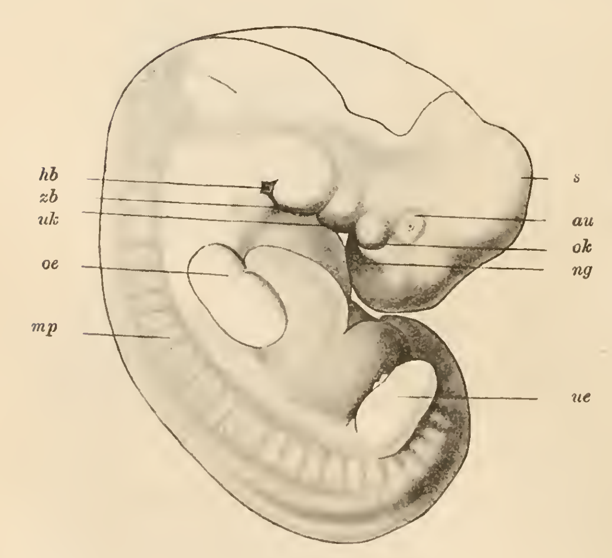


Fig. 137.

Fig. 137. Menschlicher Embryo aus der Mitte der fünften Woche von 9 mm Nackensteisslänge. Nach Rabl.

s Scheitelhöcker. *au* Auge. *ok* Oberkiefer. *uk* Unterkiefer. *zb* Zungenbeinbogen. *hb* Halsbucht (Sinus cervicalis). *ng* Nasengrube. *oe* obere, *ue* untere Extremität. *mp* Muskelplatten (Rumpfsegmente).

und vierte Schlundbogen, die nun von aussen her nicht mehr zu sehen sind. Den Eingang zu ihr begrenzt von vorn her der zweite Schlund- oder Zungenbeinbogen (*zb*). Derselbe entwickelt allmählich nach hinten einen kleinen Fortsatz, welcher sich über die Halsbucht von aussen herüberlegt und von Rathke mit Recht dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien verglichen worden ist. Der Kiemendeckelfortsatz verschmilzt schliesslich mit der seitlichen Leibeswand. Dadurch wird die Halsbucht, welche dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die eigentlichen Kiemenbogen bergenden Raum entspricht, zum Verschluss gebracht.

Eine richtige Vorstellung dieser wichtigen Wachsthumsvorgänge wird man leicht gewinnen, wenn man Figur 133 mit Figur 135 und Figur 136 mit Figur 137 vergleicht.

Die Entwicklung der Schlundspalten und der Halsbucht hat auch ein praktisches Interesse. Es kommen beim Menschen zuweilen in der Halsgegend Fisteln vor, die von aussen verschieden weit nach innen dringen und sogar in die Rachenhöhle einmünden können. Sie sind von embryonalen Verhältnissen in der Weise abzuleiten, dass die Halsbucht theilweise offen geblieben ist. Von hier kann beim Erwachsenen ein Weg noch in die Rachenhöhle führen, wenn sich abnormer Weise die zweite Schlundspalte nicht geschlossen hat.

C. Die Entwicklung des Afters und des postanalen Darms.

Da der am hinteren Ende des Darms gelegene Urmund sich schliesst, muss auch die Afteröffnung bei Amphioxus und allen Wirbelthieren sich neubilden. Der Vorgang ist ein ähnlicher, wie bei der Entstehung des Mundes. Es senkt sich die Epidermis an einer Stelle, welche vom Enddarm nicht weit entfernt ist, an der Bauchseite des Körpers zu einer flachen Grube ein (Figur 138 *an*) und legt sich unter Verdrängung des mittleren Keimblattes an den Darmcanal an. Epidermis und Darmdrüsenblatt verschmelzen unter einander zu einer dünnen Haut (Aftermembran), die dann einreisst. Nur in einem wichtigen Punkte besteht ein Unterschied zwischen den Durchbruchs-

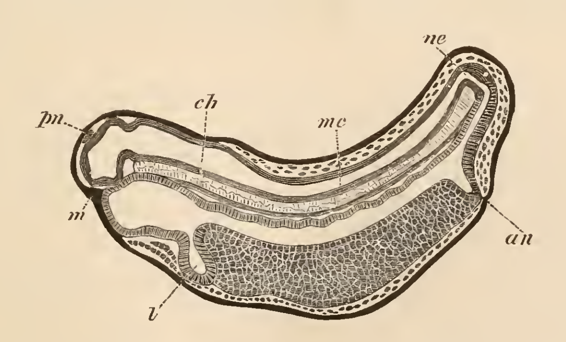


Fig. 138. Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator (nach Götte).

m Mund. *an* After. *l* Leber. *ne* Canalis neurentericus. *mc* Medullarrohr. *ch* Chorda. *pn* Zirbeldrüse.

öffnungen am vorderen und am hinteren Körperende. Während der Mund sich am Anfang der Kopfdarmhöhle anlegt, kommt es zur Afterbildung nicht am Ende des embryonalen Darms, welches durch den Urmund eingenommen wird, sondern in einiger Entfernung vor demselben. (Man vergleiche auch Figur 106, in welcher die Gegend, wo beim Hühnchen die Aftergrube sich bildet, durch den Buchstaben (*an*) bezeichnet ist.) In Folge dessen setzt sich bei den Embryonen der Wirbelthiere, wenn der After durchgebrochen ist, das embryonale Darmrohr noch eine Strecke weit über diesen hinaus nach rückwärts bis zum Urmund fort. Man bezeichnet diesen Abschnitt als postanalen Darm oder als Schwanzdarm. (Fig. 106 *p. a. g.*) Letztere Bezeichnung ist deswegen passend, weil der nach hinten vom After gelegene Theil des Körpers, in welchem das uns hier beschäftigende Darmstück eingeschlossen ist, zum Schwanzende des Embryo wird.

Der postanale Darm scheint als ein bald kleineres, bald längeres Stück bei allen Wirbelthieren angelegt zu werden; denn er ist schon an den verschiedensten Objecten von mehreren Forschern beobachtet worden, zuerst von Kowalevsky bei Amphioxus, bei den Accipenseriden, Plagiostomen, Knochenfischen, dann von Götte, Bobretzky, Balfour, His, Kölliker, Gasser etc. bei den Amphibien, Selachiern, Vögeln (Figur 106 *p. a. g.*) und Säugethieren. Auf dem Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator (Figur 138) sieht man ihn in ansehnlicher Entwicklung. Er beginnt an der mit *an* bezeichneten Stelle, an welcher sich die Epidermis zur Aftergrube (*an*) eingesenkt und mit dem Darm unmittelbar hinter der in seiner ventralen Wand angesammelten Masse von Dotterzellen verbunden hat. Von hier verläuft er als enges, aber offenes Rohr nach rückwärts und biegt dorsalwärts als Canalis neurentericus in das Nervenrohr um. An der Umbiegungsstelle hat der jetzt geschlossene Urmund gelegen.

Beim Hühnchen findet der Durchbruch der Afteranlage in den Enddarm nach den Angaben von Gasser und Kölliker erst sehr spät, am 15. Tage nämlich, statt. Bei Kaninchenembryonen beschreibt Kölliker die Entstehung des Afters zwischen dem elften und zwölften Tage. Zu dieser Zeit beobachtet man auch einen recht beträchtlichen postanalen Darmabschnitt. Derselbe verkümmert aber sehr rasch, so dass man bereits am 14. Tage nur noch einen kleinen, der Cloake ansitzenden Blindsack antrifft, der später gleichfalls vergeht. Rückbildung ist auch bei den übrigen Wirbelthieren das Schicksal des Schwanzdarms.

Bei den Elasmobranchiern (Scyllium) erreicht der postanale Abschnitt zur Zeit seiner höchsten Entfaltung etwa $^1/_3$ von der Länge des ganzen Darmcanals. Er zeigt an seinem Ende eine kleine blasenförmige Erweiterung, die durch eine enge Oeffnung mit dem Nervenrohr zusammenhängt. Vor seiner Rückbildung geht er in einen soliden Strang über, der sich alsbald vom After ablöst.

Für mehrere Wirbelthiere (Petromyzon, Triton, Salamandra, Rana tempor., Alytes) wird angegeben, dass bei ihnen der Urmund direct zum After werden solle (Gasser, Johnson, Sedgwick, Spencer, Kupffer). Da nun aber die Entwicklung des hinteren Körperabschnittes von den Urmundrändern ausgeht (Bildung der Chorda und des mittleren Keimblattes), so wäre es in diesen Fällen schwer verständlich, wie sich dann das Schwanzende des Körpers und ein Schwanzdarm noch bilden könnte. Nach Untersuchungen, die an mehreren Amphibien im anatomischen Institut zu Jena

begonnen worden sind, scheinen sich diese abweichenden Verhältnisse so zu erklären, dass sich der Urmund in zwei Abschnitte zerlegt, von denen der eine zum Canalis neurentericus, der andere zum After wird.

Strahl hat die erste Anlage der Aftergrube schon sehr frühzeitig bei Kaninchenembryonen mit 5 Urwirbeln beobachtet. Er findet sie am hintersten Ende des Primitivstreifens, wo an einer kleinen Stelle äusseres und inneres Keimblatt unmittelbar zur „Aftermembran" zusammenstossen.

Von einer vergleichenden Untersuchung der Afterentwicklung sind noch manche Aufschlüsse zu erwarten.

II. Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte und Bildung der Gekröse (Mesenterien).

Anfänglich grenzt das Darmrohr an die dorsale Rumpfwand in breiter Ausdehnung (Fig. 107); mit der Chorda (*ch*), dem Nervenrohr und den Ursegmenten (*us*) wird es durch einen breiten Streifen embryonalen Bindegewebes verbunden, in welches die Anlagen zweier grosser Blutgefässe, der beiden primitiven Aorten (*ao*), eingeschlossen sind. Linke und rechte Leibeshöhle sind daher nach oben noch durch einen weiten Abstand von einander getrennt. Dieser verringert sich, je älter der Embryo wird, unter Entwicklung eines Gekröses oder Mesenteriums, einer Bildung, welche sich in der ganzen Länge des Darmrohrs mit Ausnahme des vordersten Abschnittes in folgender Weise anlegt (vergl. Taf. I Fig. 8 und 9 mit Fig. 10). Das Darmrohr entfernt sich weiter von der Chorda; hierbei wird der oben erwähnte breite Streifen von Bindegewebe von links nach rechts schmäler, dagegen dorsoventralwärts verlängert (Fig. 10); die in ihm eingeschlossenen beiden Aorten rücken näher zusammen und verschmelzen schliesslich zu einem in der Medianebene zwischen Chorda und Darm gelegenen unpaaren Stamm. Bei weiterem Verlauf dieses Processes bleiben schliesslich Darmrohr und Chorda nur durch ein feines Band in Zusammenhang, das vom vorderen zum hinteren Ende des Embryo reicht. Es geht von dem die Chorda umhüllenden Bindegewebe aus, schliesst längs seiner Ursprungslinie die Aorta ein und ist aus drei Schichten zusammengesetzt: aus einer Bindegewebslamelle, in welcher die Blutgefässe zum Darm verlaufen, und zwei Epithelüberzügen, die vom mittleren Keimblatt abstammen und jetzt aus stark abgeplatteten Zellen bestehen.

Die Sonderung des Darmrohrs in einzelne hinter einander gelegene, ungleichwerthige Abschnitte beginnt mit der Entwicklung des Magens. Derselbe macht sich zuerst in einiger Entfernung hinter dem mit den Schlundspalten versehenen respiratorischen Abschnitt bemerkbar als eine kleine spindelförmige Erweiterung, deren Längsaxe mit der Längsaxe des Körpers zusammenfällt (Fig. 139 u. 140 *Mg*). Solche Befunde erhält man bei menschlichen Embryonen der vierten Woche. Das ganze embryonale Eingeweiderohr lässt jetzt 5 hinter einander gelegene Abschnitte unterscheiden, die Mundhöhle, die Schlundhöhle mit den Kiemenspalten, die sich trichterförmig in die Speiseröhre verengt. Auf diese folgt der spindelig erweiterte Magen, auf diesen das übrige Darmrohr, das noch mit dem Dottersack in mehr oder minder weitem Zusammenhang steht (*Ds*). Mit Ausnahme der 3 vordersten Abschnitte besitzt das ganze Darmrohr

ein Gekröse (Mesenterium), dessen zum Magen gehenden Theil man besonders als Mesogastrium bezeichnet.

Bei vielen Fischen und Amphibien erhält sich dieser Zustand dauernd. Auch beim Erwachsenen durchsetzt der Darm die Leibeshöhle in gerader Richtung. Der Magen erscheint an ihm als eine spindelförmige Erweiterung.

Eine Aenderung wird bei allen höheren Wirbelthieren herbeigeführt durch ein mehr oder minder beträchtliches Längenwachsthum des Darms, hinter welchem die Grössenzunahme des Rumpfes weit zurück-

Fig. 139. Fig. 140.

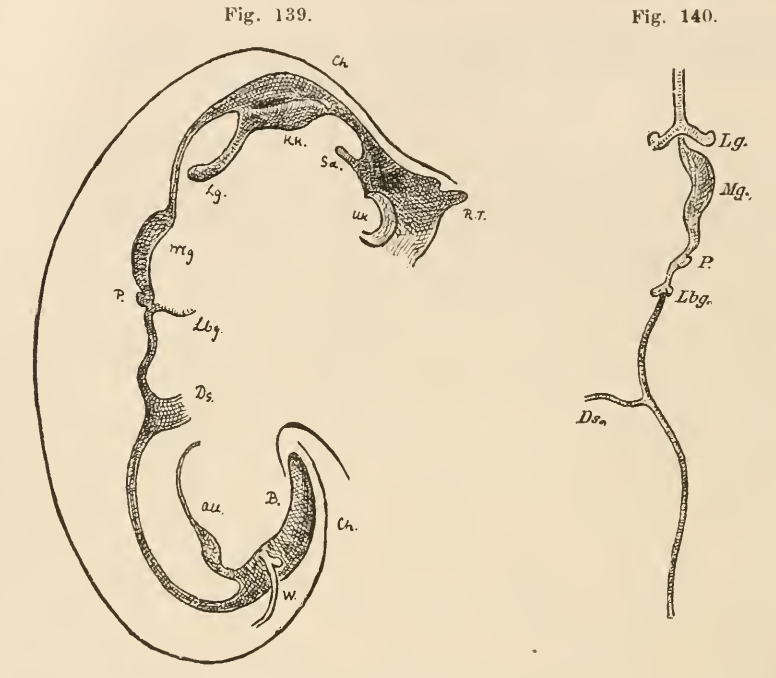


Fig. 139. Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo (*R* His) **von 5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 20.

RT Rathke'sche Tasche. *Uk* Unterkiefer. *Sd* Schilddrüse. *Ch* Chorda dorsalis. *Kk* Kehlkopfeingang. *Lg* Lunge. *Mg* Magen. *P* Pancreas. *Lbg* Lebergang. *Ds* Dottergang (Darmstiel). *All* Allantoisgang. *W* Wolff'scher Gang mit hervorsprossendem Nierengang (Ureter). *B* Bursa pelvis.

Fig. 140. Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo (*Bl* His) **von 4,25 mm Nackenlänge.** Aus His, menschliche Embryonen. Vergr. 30.

Lg Lunge. *Mg* Magen. *P* Pancreas. *Lbg* Lebergänge. *Ds* Dottergang (Darmstiel).

bleibt. Die Folge davon ist, dass der Darm, um Platz in der Leibeshöhle zu finden, sich in Windungen legen muss. Hierbei bleiben einzelne Strecken der Wirbelsäule genähert, während andere sich von ihr bei der Einfaltung entfernen. Erstere sind mit einem kurzen Mesenterium befestigt und daher minder beweglich, letztere haben ihr Aufhängeband bei der Lageveränderung zu einer zuweilen sehr ansehnlichen dünnen Lamelle ausgezogen und in demselben Maasse eine grössere Beweglichkeit gewonnen.

Die zum Theil recht complicirten Entwicklungsprocesse sind durch die vortrefflichen Arbeiten von Meckel, Johannes Müller, Toldt und His auch für menschliche Embryonen zur Genüge aufgeklärt, so dass

diese der Beschreibung zur Grundlage dienen können. Sie gestalten sich hier folgendermaassen:

Bei menschlichen Embryonen der fünften und sechsten Woche ist die hintere, der Wirbelsäule zugekehrte Fläche des Magens (Fig. 141 *gc*) stark ausgebuchtet, die vordere Wand (*kc*) dagegen, welche bei Eröffnung der Bauchhöhle durch die schon ansehnliche Leber bedeckt wird, ist etwas eingedrückt. Eine Linie, welche Mageneingang und -Ausgang (Cardia und Pylorus) an der hinteren Fläche verbindet, ist daher viel länger als die entsprechende Verbindungslinie an der vorderen Fläche. Letztere wird zur kleinen Curvatur (*kc*), die erstere, an welcher sich zugleich das Magengekröse ansetzt, ist die spätere grosse Curvatur (*gc*).

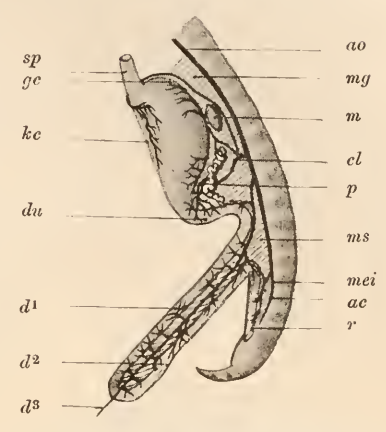


Fig. 141. Schematische Darstellung des Darmcanals eines sechswöchentlichen Embryo des Menschen. Nach TOLDT.

sp Speiseröhre. *kc* kleine Curvatur. *gc* grosse Curvatur. *du* Duodenum. d^1 Theil der Schleife, der zum Dünndarm wird. d^2 Theil der Schleife, der zum Dickdarm wird und mit dem Coecum beginnt. d^3 Abgangsstelle des Dottergangs. *mg* Mesogastrium. *ms* Mesenterium. *m* Milz. *p* Pancreas. *r* Mastdarm. *ao* Aorta. *cl* Coeliaca. *mei* Mesenterica inferior. *ac* Aorta caudalis.

Der auf den Magen folgende Abschnitt hat in Folge stärkeren Längenwachsthums sich in einzelne Windungen gelegt. Von dem Pylorus wendet sich das Darmrohr (*du*) erst eine kleine Strecke nach rückwärts bis nahe an die Wirbelsäule heran, biegt hier scharf um und beschreibt eine grosse Schleife, deren Convexität nach vorn und abwärts nach dem Nabel zu gerichtet ist. Die Schleife besteht aus zwei ziemlich parallel und nahe beisammen verlaufenden Schenkeln (d^1 u. d^2), zwischen welchen sich das mit in die Länge ausgezogene Mesenterium (*ms*) ausspannt. Der eine Schenkel (d^1) liegt vorn und steigt nach abwärts, der andere (d^2) liegt hinter ihm und wendet sich nach aufwärts, um nahe der Wirbelsäule noch einmal umzubiegen und, durch ein kurzes Mesenterium befestigt, in geradem Verlauf (*r*) nach abwärts zum After zu ziehen. Die Uebergangsstelle des ab- und aufsteigenden Schenkels oder der Scheitel der Schleife ist in den mit einer Aushöhlung versehenen Anfangstheil der Nabelschnur eingebettet, wo er durch den in Rückbildung begriffenen Dottergang (d^3) mit dem Nabelbläschen zusammenhängt. In einiger Entfernung vom Ursprung des Dottergangs bemerkt man am aufsteigenden Schenkel eine kleine Erweiterung und Ausbuchtung d^2. Sie entwickelt sich weiterhin zum Blinddarm und deutet somit die wichtige Stelle an, an welcher sich Dünn- und Dickdarm gegen einander abgrenzen.

In Folge dieser ersten Faltungen lassen sich jetzt schon vier, später noch deutlicher gesonderte Darmtheile unterscheiden. Das kurze vom Magen zur Wirbelsäule laufende, mit einem kleinen Mesenterium versehene Stück wird zum Zwölffingerdarm (*du*), der vordere absteigende Schenkel (d^1) nebst dem Scheitel der Schleife liefert den Dünndarm, der hintere aufsteigende Schenkel entwickelt sich zum Dickdarm (d^2) und das

zum letzten Mal wieder umbiegende Endstück zum S. Romanum und Mastdarm (*r*).

Bei Embryonen des dritten und der folgenden Monate finden, abgesehen von einem weiter vor sich gehenden Längenwachsthum, wichtige Lageveränderungen am Magen und an der Darmschleife statt.

Der Magen erfährt eine zweifache Drehung um zwei verschiedene Achsen und nimmt dadurch frühzeitig eine Form und Lage an, welche annähernd dem bleibenden Zustand entspricht (Fig. 142 *A* u. *B*). Einmal geht seine Längsachse, welche den Magenmund (Cardia) mit dem Pförtner (Pylorus) verbindet und anfangs der Wirbelsäule parallel gerichtet ist, in eine schräge und schliesslich in eine fast quere Stellung über. Dadurch rückt jetzt der Magenmund auf die linke Körperhälfte und nach abwärts, der Pförtner aber mehr auf die rechte Körperhälfte und weiter nach oben. Zweitens verbindet sich hiermit gleichzeitig noch eine andere Drehung, durch welche die ursprünglich linke Seite des Magens zur vorderen und seine rechte zur hinteren Seite wird.

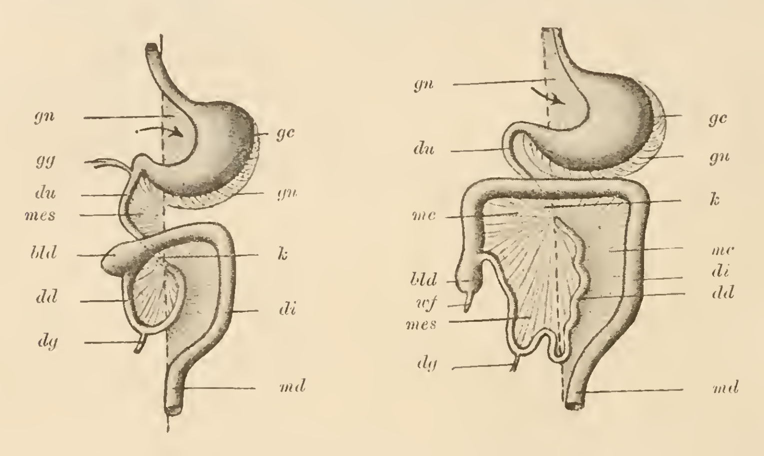


Fig. 142. Schema der Entwicklung des menschlichen Darmcanals und seines Gekröses.

***A* früheres, *B* späteres Stadium.**

gn Grosser Netzbeutel, der sich aus dem Mesogastrium (Fig. 141 *mg*) entwickelt. Der Pfeil bedeutet den Eingang in den Netzbeutel (Bursa omentalis). *gc* Grosse Curvatur des Magens. *gg* Gallengang (Ductus choledochus). *du* Duodenum. *mes* Mesenterium. *mc* Mesocolon. *dd* Dünndarm. *di* Dickdarm. *md* Mastdarm. *dg* Dottergang. *bld* Blinddarm. *wf* Wurmfortsatz. *k* Kreuzungsstelle der Darmschleife. Der Dickdarm mit seinem Mesocolon kreuzt das Duodenum.

In Folge dessen kommt die grosse Curvatur nach abwärts, die kleine nach oben zu liegen. Von den Lageveränderungen wird auch das Endstück der Speiseröhre mit betroffen. Sie erleidet eine spirale Drehung, durch welche ebenfalls ihre linke zur vorderen Seite wird.

Durch diese embryonalen Wachsthumsvorgänge am Eingeweiderohr fällt Licht auf die asymmetrische Lage der beiden Nervi vagi, von welchen der linke an der vorderen, der rechte an der hinteren Seite der Speiseröhre durch das Zwerchfell durchtritt und der erstere sich an der Vorderfläche des Magens, der letztere an der entgegengesetzten Wand ausbreitet. Denken wir uns den Drehungsprocess der Speiseröhre und des Magens wieder rückgängig gemacht, so wird auch im Verlauf und in der Verbreitung der beiden Vagi die vollständige Symmetrie wieder hergestellt.

Einen tiefgreifenden Einfluss übt die Drehung des Magens natürlich auch auf sein Gekröse, das Mesogastrium, aus und gibt, wie zuerst JOH. MÜLLER in klarer Weise gezeigt hat, den Anstoss zur Entwicklung des grossen Netzbeutels (des Omentum maius). Solange der Magen noch senkrecht steht, bildet sein Gekröse eine senkrechte Lamelle, welche sich von der Wirbelsäule direct zu der jetzt noch nach hinten gerichteten grossen Curvatur ausspannt (Fig. 141). In Folge der Drehung aber wird es stark ausgedehnt und vergrössert, da sein Ansatz am Magen allen Verlagerungen desselben folgen muss. Vom Ursprung an der Wirbelsäule wendet es sich daher jetzt nach links und nach unten, um sich an der grossen Curvatur anzusetzen; es nimmt jetzt eine Form und Lage an, von welcher sich der Leser leicht eine richtige Vorstellung bilden wird, wenn er das Schema 142 mit dem Querschnittsbild Fig. 143 combinirt. Auf diese Weise kommt ein von der übrigen Leibeshöhle abgesonderter Raum, der grosse Netzbeutel (Bursa omentalis, Fig. 143 **) zu Stande, der seine Oeffnung nach der rechten Körperseite zugekehrt hat, und dessen vordere Wand vom Magen, dessen hintere und untere Wand vom Magengekröse (gn^2, gn^1) gebildet wird. In den schematischen Figuren 142 *A* und *B* wird der Eingang in denselben durch die Richtung des Pfeiles angedeutet.

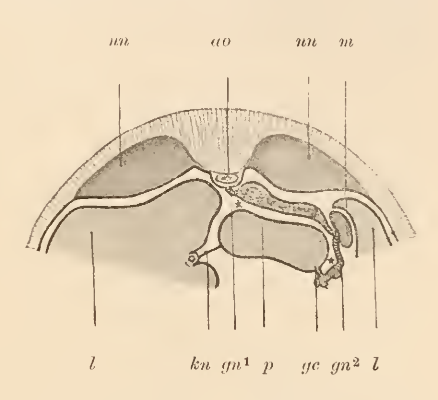


Fig. 143. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines menschlichen Embryo in der Gegend des Magens mit seinem Mesogastrium, um die Bildung des Netzbeutels am Anfang des dritten Monats zu zeigen. Nach TOLDT.

nn Nebenniere. *ao* Aorta. *l* Leber. *m* Milz. *p* Pancreas. gn^1 Ursprung des grossen Netzes (Mesogastrium) an der Wirbelsäule. gn^2 der an die grosse Magencurvatur (*gc*) sich ansetzende Theil des grossen Netzes. *kn* kleines Netz. *gc* grosse Curvatur des Magens. * Vorraum und Höhle des grossen Netzbeutels.

Eine weitere Ausdehnung erhält übrigens der Netzbeutel (Fig 143 **) noch dadurch, dass zu dieser Zeit schon die Leber (*l*) zu einer grossen Drüse herangewachsen und mit der kleinen Curvatur des Magens durch das kleine Netz (*kn*), dessen Entwicklung uns später noch beschäftigen wird, verbunden ist. Daher öffnet sich der Netzbeutel nicht, wie in dem Schema (Fig. 142), auf welchem die Leber mit ihren Bändern weggelassen ist, gleich an der kleinen Curvatur in die gemeinsame Bauchhöhle, sondern zuvor noch in einen hinter dem kleinen Netz (*kn*) und der Leber (*l*) gelegenen Vorraum (das Atrium bursae omentalis) oder den kleinen Netzbeutel (Fig. 143).

Eine nicht minder eingreifende Drehung wie der Magen hat die Darmschleife mit ihrem Mesenterium um ihre Anheftungsstelle an der Lendenwirbelsäule durchzumachen. Der absteigende und der aufsteigende Schenkel kommen zuerst nebeneinander zu liegen. Dann schlägt sich der letztere, welcher zum Dickdarm wird (Fig. 142), über den ersteren in schräger Richtung herüber und kreuzt den Anfangstheil des Dünndarms (*k*) in

querer Richtung. Beide Theile, aber namentlich der Dünndarm, fahren vom Ende des zweiten Monats fort, stark in die Länge zu wachsen und sich in Windungen zu legen. Hierbei geräth der Anfangstheil des Dickdarms oder das Coecum, das im 3. Monat bereits einen sichelförmig gebogenen Wurmfortsatz erkennen lässt (Fig. 142 *A bld*), ganz auf die rechte Seite des Körpers nach oben unter die Leber, von hier läuft sein Anfangsstück in querer Richtung über das Duodenum unter dem Magen zur Milzgegend herüber, biegt dann scharf um (Flexura coli lienalis) und steigt nach der linken Beckengegend herab, um in das S. Romanum und Rectum überzugehen. Somit sind schon im dritten Monat am Dickdarm das Coecum, das Colon transversum und descendens unterscheidbar. Ein Colon ascendens fehlt noch. Dasselbe bildet sich erst in den folgenden Monaten (Fig. 142 *B*) dadurch aus, dass der anfangs unter der Leber befindliche Blinddarm allmählich eine tiefere Lage einnimmt, sich im 7. Monat unterhalb der rechten Niere findet und vom 8. Monat an über den Darmbeinkamm herabsteigt.

In dieser Zeit hat der Blinddarm (Coecum) an Länge zugenommen und stellt gegen Ende der Schwangerschaft einen ziemlich beträchtlichen Anhang an der Uebergangsstelle des Dünn- und Dickdarms dar. Frühzeitig zeigt er eine ungleichmässige Entwicklung (Fig. 142 *B bld*). Der oft mehr als die Hälfte seiner Länge umfassende Endtheil bleibt im Wachsthum hinter dem sich stärker ausweitenden Anfangsstück (Coecum) zurück und wird als Wurmfortsatz von ihm unterschieden. Er ist beim Neugeborenen vom Coecum noch weniger scharf abgesetzt, als einige Jahre später, wo er sich zu einem nur gänsekielstarken, 6—8 cm langen Anhang umgestaltet hat.

Innerhalb des von den Dickdarmwindungen umgrenzten Bezirks breitet sich der vom absteigenden Schenkel der Schleife abstammende Dünndarm aus und legt sich in Folge seines beträchtlichen Längenwachsthums in immer zahlreichere Schlingen (Fig. 142 *B*).

Ursprünglich sind alle Darmabschnitte vom Magen an durch ein gemeinsames Gekröse (Mesenterium commune) mit der Lendenwirbelsäule frei beweglich verbunden (Fig. 142 *A* u. *B*). Dasselbe ist natürlicher Weise durch das Längenwachsthum der Darmschleife auch beeinflusst worden, insofern seine Ansatzlinie am Darm die Ursprungslinie an der Wirbelsäule (Radix mesenterii) um ein Vielfaches an Länge übertrifft und sich dabei nach Art einer Hemdkrause in Falten legt. Eine derartige Anordnung der Gekröse findet sich als bleibende Bildung bei vielen Säugethieren, wie beim Hund, bei der Katze etc.

Beim Menschen aber wird vom 4. Monat an die Anordnung des Gekröses eine viel complicirtere. Es treten Veränderungen ein, die sich kurzweg als Verklebungs- und Verwachsungsprocesse einzelner Abschnitte der Gekröslamelle mit angrenzenden Partien des Bauchfells, sei es von der hinteren Bauchwand, sei es von benachbarten Organen, kennzeichnen lassen. Sie betreffen das in der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung stets vorhandene Aufhängeband des Duodenum und des Dickdarms.

Das Duodenum legt sich, die bekannte hufeisenförmige Krümmung beschreibend, mit seinem Gekröse, in welches der Anfang der Bauchspeicheldrüse eingeschlossen ist, breit an die hintere Rumpfwand an und verschmilzt mit ihrem Bauchfell in ganzer Ausdehnung; aus einem beweglichen ist es zu einem unbeweglichen Darmtheil geworden (Fig. 144 *du*).

Der Dickdarm (Fig. 142 und 144 *A* u. *B ct*) besitzt noch im 3. Monat

ein sehr langes, von der Wirbelsäule ausgehendes Aufhängeband, welches nichts anderes als ein Theil des gemeinsamen Darmgekröses ist, aber als Mesocolon (*msc*) besonders unterschieden wird. In Folge der oben beschriebenen Drehung der primitiven Darmschleife ist nun nicht allein das Colon transversum, sondern auch das zu ihm gehörige ansehnliche Mesocolon quer über das Ende des Duodenum herübergezogen worden; es verschmilzt hier eine Strecke weit mit ihm und der hinteren Rumpfwand, gewinnt dadurch nun eine neue, von links nach rechts verlaufende, secundäre Ansatzlinie (Fig. 144 *msc*) und erscheint so als ein vom gemeinsamen Darmgekröse abgelöster Theil. Das Colon transversum (*ct*) mit seinem Mesocolon (*msc*) trennt jetzt die Leibeshöhle in einen oberen Theil, welcher Magen, Leber, Duodenum und Pancreas einschliesst, und in einen unteren, die Dünndärme bergenden Abschnitt. So erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte der auffällige Befund, dass das Duodenum, um aus dem oberen in den unteren Raum zu gelangen und in den Dünndarm sich fortzusetzen, unter dem quer ausgespannten Mesocolon hindurchtritt (Fig. 142 und 144 *du*).

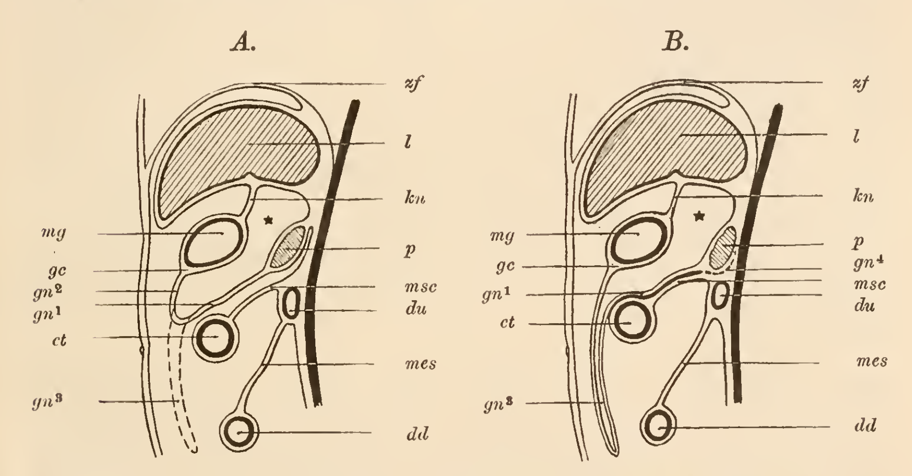


Fig. 144. *A. B.* Zwei Schemata zur Entwicklung des grossen Netzbeutels. *A* früheres, *B* späteres Stadium.
zf Zwerchfell. *l* Leber. *p* Pancreas. *mg* Magen. *gc* grosse Curvatur desselben. *du* Duodenum. *dd* Dünndarm. *ct* Colon transversum. * Netzbeutel. *kn* kleines Netz. gn^1 hintere an der Wirbelsäule entspringende Lamelle des grossen Netzes. gn^2 vordere an der grossen Magencurvatur (*gc*) befestigte Lamelle des grossen Netzbeutels. gn^3 der über den Dünndarm gewucherte Theil des Netzes. gn^4 der das Pancreas einschliessende Theil des Netzes. *mes* Mesenterium des Dünndarms. *msc* Mesocolon des Colon transversum.

Auch am Aufhängeband vom Coecum und vom auf- und absteigenden Schenkel des Dickdarms tritt eine Verwachsung mit dem Bauchfell der Rumpfwand bald in mehr, bald in minder ausgedehnter Weise ein. Es sitzen daher die genannten Darmtheile beim Erwachsenen bald mit ihrer hinteren Wand breit der Rumpfwand an, bald sind sie durch ein mehr oder minder kurzes Mesenterium befestigt.

Es bleibt jetzt noch übrig, auf die wichtigen Veränderungen des grossen Netzbeutels einzugehen, mit dessen Entwicklung während der ersten Embryonalmonate wir auf Seite 233 bekannt geworden sind. Derselbe zeichnet sich einmal durch ein sehr beträchtliches Wachsthum

und zweitens dadurch aus, dass er an verschiedenen Stellen mit Nachbarorganen verschmilzt. Anfangs reicht er nur bis zur grossen Magencurvatur (Fig. 142 und 143), an welche er sich ansetzt; aber schon vom 3. Monat an vergrössert er sich und legt sich über die unterhalb des Magens befindlichen Eingeweide herüber, zuerst über das Colon transversum (Fig. 144 *A* gn^1, gn^2), dann über die gesammten Dünndärme (Fig. 144 *A* gn^3). Der Beutel besteht, soweit er sich nach abwärts ausgedehnt hat, aus zwei dicht über einander befindlichen, durch einen sehr geringen Zwischenraum getrennten Lamellen, die an seinem unteren Rand ineinander umbiegen. Von diesen ist die oberflächliche, der vorderen Bauchwand zugekehrte Lamelle an der grossen Magen-Curvatur (*gc*) befestigt, die hintere, den Därmen aufliegende Lamelle findet an der Wirbelsäule ihren ursprünglichen Ansatz und schliesst hier den Haupttheil des Pancreas ein (Fig. 144 *A p*, u. Fig. 143 *p*). In diesem Zustand erhält sich der grosse Netzbeutel bei manchen Säugethieren (Hund). Beim Menschen beginnt er schon vom 4. Embryonalmonat an Verwachsungen einzugehen (Fig. 144 *B*). Die hintere Netzlamelle legt sich in grosser Ausdehnung auf der linken Körperseite der hinteren Bauchwand an und verschmilzt mit ihr (gn^4), so dass ihre Anheftungslinie an der Wirbelsäule seitlich auf den Ursprung des Zwerchfells rückt (Lig. phrenico-lienale). Nach abwärts gleitet sie über die obere Fläche des Mesocolon (*msc*) und über das Colon transversum (*ct*) herüber, mit beiden geht sie Verlöthungen ein, mit dem ersteren schon im 4. Embryonalmonat. Zur Zeit der Geburt sind die beiden Platten des über die Därme herübergewucherten Abschnittes des grossen Netzbeutels, wie bei vielen Säugethieren, durch einen engen Spaltraum getrennt (Fig. 144 *B* gn^3), im ersten und zweiten Lebensjahr verschmelzen sie gewöhnlich zu einer einfachen Platte, in welcher sich Fettträubchen ablagern.

III. Entwicklung der einzelnen Organe des Eingeweiderohrs.

Das einfache Längenwachsthum, auf welches die eben besprochenen Schlingenbildungen zurückzuführen sind, ist nur ein und zwar keineswegs das hauptsächlichste Mittel, durch welches die Oberfläche des Darms vergrössert wird. Einen viel beträchtlicheren Zuwachs erfährt die letztere dadurch, dass die innere, ursprünglich glatte Epithelschicht, die vom Darmdrüsenblatt des Keims abstammt, Ausstülpungen und Einstülpungen bildet. Durch Einstülpungen nach dem Hohlraum des Darms zu entstehen zahlreiche Falten, kleine Papillen und Zotten, welche der Schleimhaut an den meisten Stellen eine sammtartige Beschaffenheit verleihen; durch Ausstülpung nach der Oberfläche des Rohrs entwickeln sich verschiedene Arten von kleineren und grösseren Drüsen.

Durch diesen einfachen Mechanismus der Faltenbildung, dessen grosse Bedeutung für die thierische Formgebung schon im ersten Haupttheil im IV. Capitel für sich besonders erörtert wurde, gewinnt die Darmschleimhaut in viel höherem Maasse die Fähigkeiten: 1) Verdauungssäfte abzuscheiden und 2) die im Darmcanal mechanisch und chemisch vorbereiteten Nahrungsstoffe aufzusaugen und in die Säftemasse des Körpers überzuführen.

Die zahlreichen Organe, die durch den Faltungsmechanismus gebildet werden, bespreche ich nach den Abschnitten, in welche das Ein-

geweiderohr eingetheilt wird, und beginne mit den Organen der Mundhöhle.

A. Die Organe der Mundhöhle. Zunge, Speicheldrüsen und Zähne.

1) Die **Zunge** entsteht nach den Untersuchungen von His bei menschlichen Embryonen aus einer vorderen und einer hinteren Anlage (Fig. 145).

Die vordere Anlage erscheint sehr frühzeitig als ein kleiner unpaarer Höcker (Tuberculum impar, His) an dem Boden der Mundhöhle in dem von den Unterkieferwülsten umfassten Raum. Sie wird zum Körper und zur Spitze der Zunge, indem sie bald beträchtlich in die Breite wächst und sich mit ihrem vorderen Rand frei über den Unterkiefer hervorschiebt. Auf ihr erheben sich am Anfang des dritten Monats (His, Kölliker) bereits schon einzelne Papillen.



Fig. 145. Zunge eines menschlichen Embryo von ca. 20 mm Nackenlänge. Nach His, Menschliche Embryonen.

Die hintere Anlage liefert die von Papillen freie, dagegen mit Balgdrüsen reichlich versehene Zungenwurzel. Sie entwickelt sich aus zwei Wülsten in der Gegend, wo der zweite und dritte Schlundbogen in der Medianebene zusammentreffen. Vordere und hintere Anlage vereinigen sich in einer nach vorn offenen, V-förmigen Furche, die sich lange Zeit erhält. An derselben entlang legen sich die umwallten Papillen auf dem Körper der Zunge an. Wo die beiden Schenkel des V zusammenstossen, findet sich eine tiefe Grube, das Foramen coecum, welches von His mit der Entstehung der gleich zu besprechenden Schilddrüse in Beziehung gesetzt wird.

2) Die **Speicheldrüsen** entwickeln sich nach dem Typus der acinösen Drüsen und sind bereits schon im zweiten Monat nachweisbar. Zuerst erscheint die Anlage der Submaxillaris bei 6 Wochen alten menschlichen Embryonen (Chievitz), später die Parotis in der achten Woche und zuletzt die Sublingualis.

3) Die **Zähne** kann man wohl in morphologischer Hinsicht als die interessantesten Bildungen der Mundhöhle bezeichnen. Ihre Entwicklung vollzieht sich beim Menschen und bei den Säugethieren in einer keineswegs einfachen und leicht verständlichen Weise; einfacher verhält sie sich dagegen bei den niederen Wirbelthieren, die ich daher zum Ausgangspunkt der Darstellung wieder benutzen will.

Die Zähne, welche bei den Säugethieren, auf den Kieferrändern befestigt, nur den Eingang zum Darmrohr begrenzen, haben bei den niederen Wirbelthieren eine sehr weite Verbreitung besessen. Denn bei vielen Arten bedecken sie nicht allein das Dach und den Boden der Mundhöhle und die Innenfläche der Kiemenbogen in grosser Anzahl als Gaumen-, Zungen- und Schlundzähne, sondern sie verbreiten sich auch noch, dicht an einander gereiht, über die ganze Hautfläche und erzeugen

wie bei den Selachiern (Elasmobranchiern) einen kräftigen und zugleich biegsamen Panzer.

Die Zähne sind ursprünglich nichts Anderes als verknöcherte Papillen der Haut und der Schleimhaut, auf deren freier Oberfläche sie gebildet werden. Das lehrt in sehr überzeugender Weise die Entstehung der Hautzähne bei den Selachiern.

Bei jungen Haiembryonen entwickeln sich auf der sonst glatten Oberfläche der Lederhaut, die vom embryonalen Mesenchym abstammt, kleine zellenreiche Papillen (Fig. 146 *zp*) durch Wucherung subepithelialer Zellen und dringen in die dicke Epidermis hinein. Diese erfährt

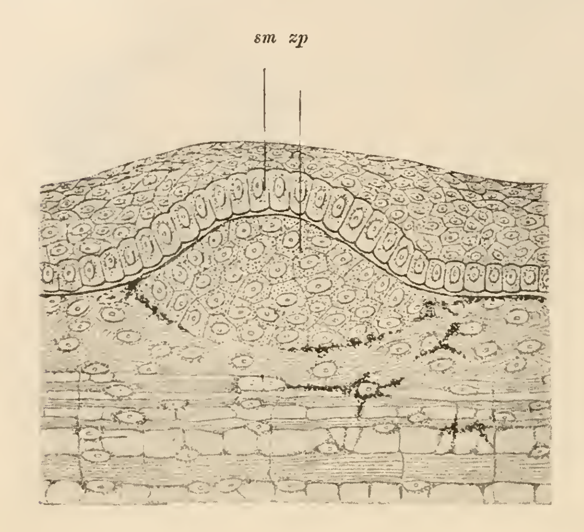


Fig. 146. Jüngste Anlage eines Hautzahns (einer Placoidschuppe) eines Selachierembryos. *zp* Zahnpapille. *sm* Schmelzmembran.

nun auch ihrerseits eine auf die Zahnbildung hinzielende Veränderung, denn ihre die Papille unmittelbar überziehenden Zellen wachsen zu sehr langen Cylindern aus und stellen ein Organ dar, welchem die Abscheidung des Schmelzes obliegt, die sogenannte Schmelzmembran (Fig. 146 *sm*). Durch weiteres Wachsthum nimmt hierauf die ganze Anlage eine Form an, welche dem späteren Hartgebilde entspricht (Fig. 147).

Nun beginnt der Verknöcherungsprocess: von den am oberflächlichsten gelegenen Zellen der Papille, der Odontoblastenschicht (*o*) (Membrana eboris) wird eine dünne Lage von Zahnbein (*zb*), das wie eine Kappe der Papille aufsitzt, ausgeschieden. Gleichzeitig beginnt auch die Schmelzmembran (*sm*) ihre abscheidende Thätigkeit und überzieht die Aussenfläche der Zahnbeinkappe (*zb*) mit einer festen, dünnen Schicht von Emaille (*s*). Indem nun weiterhin immer neue Schichten auf die zuerst entstandenen aufgelagert werden, auf die Zahnbeinkappe von innen her durch die Thätigkeit der Odontoblasten neues Zahnbein, auf den Schmelzüberzug neue Schmelzlagen von aussen her durch die Schmelzmembran, entwickelt sich ein immer fester und stärker werdender Zahnkörper, der sich mehr und mehr über die Oberfläche der Haut erhebt und mit seiner Spitze schliesslich den Epidermisüberzug durchbricht. Der Zahn gewinnt dann noch eine bessere Be-

festigung in der Lederhaut dadurch, dass an der Fläche, wo das Zahnbein nach unten aufhört, sich Kalksalze in den oberflächlichen Bindegewebsschichten (lh^2) ablagern und eine Art von Bindegewebsknochen, das Zahncement, hervorrufen.

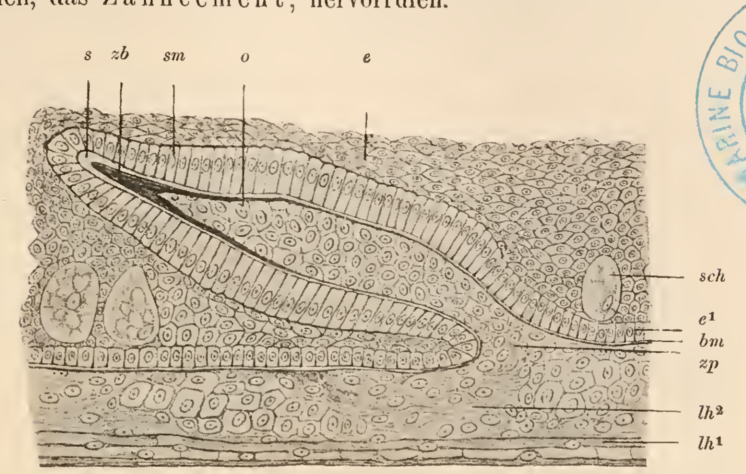


Fig. 147. Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage eines Hautzahns eines Selachierembryos.

e Epidermis. e^1 unterste Schicht cubischer Epidermiszellen. *sch* Schleimzellen. lh^1 aus Bindegewebslamellen zusammengesetzter Theil der Lederhaut. lh^2 oberflächliche Schicht der Lederhaut. *zp* Zahnpapille. *o* Odontoblasten. *zb* Zahnbein. *s* Schmelz. *sm* Schmelzmembran.

Somit baut sich der fertige Zahn aus 3 verkalkten Geweben auf, die aus 3 besonderen Anlagen hervorgehen. Aus der Odontoblastenschicht der Zahnpapille (Mesenchym) nimmt das Zahnbein, aus der epithelialen Schmelzmembran (äusseres Keimblatt) nimmt der Schmelz, und aus dem Bindegewebe der Umgebung nimmt durch directe Verknöcherung das Cement seinen Ursprung. Ausserdem enthält der fertige Zahn in seinem Innern eine Höhle, die von einem blutgefässreichen Bindegewebe (Pulpa), dem Rest der Papille, ausgefüllt wird. Die Schmelzmembran geht, wenn sie ihre Aufgabe erfüllt hat, zu Grunde, indem bei der Abscheidung ihre Cylinderzellen immer niedriger und schliesslich zu platten Schüppchen werden, die sich später abstossen.

Von diesem einfachen Bildungsmodus weichen bei den Selachiern die Zähne, welche, an den Kieferrändern gelegen, zur Nahrungszerkleinerung dienen, in einem wichtigen Punkte ab: sie nehmen nicht auf der freien Fläche der Schleimhaut, sondern in der Tiefe derselben ihren Ursprung (Fig. 148). Die zahnbildende Strecke des Epithels der Mundschleimhaut hat sich als eine Leiste an der Innenfläche der Kieferbogen in das unterliegende lockere Bindegewebe weit hineingesenkt (*zl*) und stellt jetzt ein besonderes, von seiner Umgebung unterscheidbares Organ vor. Der wichtige Unterschied wird dadurch bedingt, dass bei der Entwicklung der Kieferzähne lebhaftere Wucherungsprocesse stattfinden, einmal weil die Kieferzähne viel grösser als die Hautzähne sind, dann weil sie rascher abgenutzt werden und daher auch durch

Ersatzzähne rascher ergänzt werden müssen. Wie wir nun beim Studium der thierischen Formbildung schon oft zu beobachten Gelegenheit hatten, treten Theile von Epithelmembranen, wenn sie lebhafter wuchern, aus ihrer Umgebung heraus und falten sich entweder nach aussen oder nach innen ein.

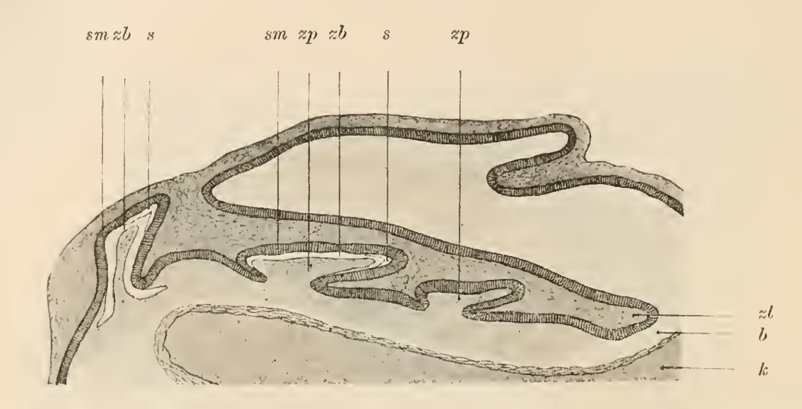


Fig. 148. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Selachierembryo mit Zahnanlagen. *k* Unterkieferknorpel. *zl* Zahnleiste. *zp* Zahnpapille. *zb* Zahnbein. *s* Schmelz. *sm* Schmelzmembran. *b* bindegewebiger Theil der Schleimhaut.

An der Zahnleiste selbst ist der Bildungsprocess der Zähne derselbe wie auf der freien Hautoberfläche. An ihrer dem Kieferknorpel (*k*) zugewandten äusseren Seite entwickeln sich zahlreiche, neben und hinter einander gelegene Papillen (*zp*), die wie die Hautpapillen in die Epidermis, so in das eingestülpte Epithel hineinwachsen. Dadurch entstehen in der Tiefe der Schleimhaut mehrere Zahnreihen, von denen die vordersten in der Entwicklung vor den tiefer gelegenen vorauseilen, zuerst aus der Schleimhaut hervorbrechen, um in Function zu treten, nach erfolgter Abnutzung abgestossen und durch die hinter ihnen gelegenen, etwas später entwickelten und daher jüngeren Ersatzzähne verdrängt werden.

Während der Zahnwechsel bei den Selachiern, sowie überhaupt bei den niederen Wirbelthieren während der Lebensdauer ein unbeschränkter ist, indem in der Tiefe der Zahnleiste sich immer wieder neue Papillen anlegen (polyphyodont), wird er bei den höheren Wirbelthieren ein beschränkter und findet bei den meisten Säugethieren nur einmal statt. Es werden an der Leiste hinter einander zwei Anlagen gebildet (diphyodont), eine für die Milchzähne und eine zweite für die bleibenden Zähne.

Beim Menschen beginnt die Zahnentwicklung schon im zweiten Monat des Embryonallebens. Vom Epithel der Mundhöhle senkt sich am Ober- und Unterkieferbogen, wie auch bei anderen Säugethierembryonen (Fig. 258), eine Leiste (*zl*) (der Schmelzkeim älterer Autoren) in das zellenreiche embryonale Bindegewebe hinein. Der Ort, von dem aus sie in die Tiefe geht (Fig. 149 *A* und *B*), wird äusserlich durch eine Rinne, welche den Kieferbogen parallel verläuft, durch die sogenannte Zahnfurche (*zf*) gekennzeichnet. Der in Fig. 257 dargestellte Kopf eines menschlichen Embryo zeigt uns dieselbe in geringer Entfernung hinter der Anlage der Oberlippe.

Anfangs ist die Zahnleiste überall gleichmässig dünn und mit glatter Oberfläche gegen ihre Umgebung abgesetzt. Von einzelnen Zahnanlagen ist noch nichts zu sehen. Dann beginnen an der nach aussen gewandten Seite der Leiste an einzelnen Stellen die Epithelzellen zu wuchern und in regelmässigen Abständen von einander so viele Verdickungen zu erzeugen, als Zähne entstehen sollen (Fig. 149 *A*). Beim Menschen, dem 20 Milchzähne zukommen, beträgt ihre Anzahl je 10 im Ober- und Unterkiefer. Die Verdickungen nehmen nun Kolbenform an (Fig. 149 *B*) und lösen sich nach und nach von der Aussenfläche der Epithelleiste (*zl*) ab, mit Ausnahme des Kolbenhalses, welcher mit ihr in einiger Entfernung von ihrer Kante in Zusammenhang bleibt. Da die Epithelwucherungen mit der Abscheidung des Schmelzes in Beziehung stehen, haben sie den Namen der Schmelzorgane erhalten.

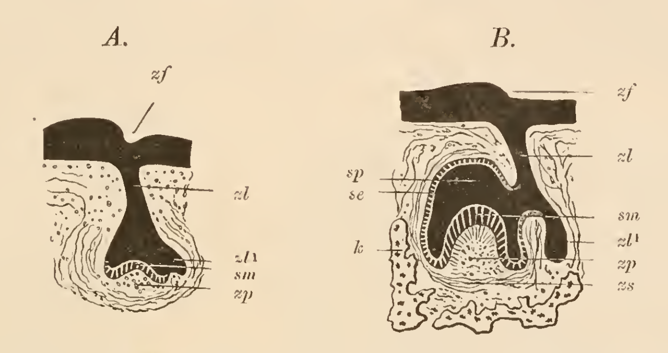


Fig. 149. *A. B.* Zwei Stadien in der Entwicklung der Zähne der Säugethiere. Schematische Durchschnitte.

zf Zahnfurche. *zl* Zahnleiste. *zl*¹ unterster Theil der Zahnleiste, an welchem sich die Anlagen der Ersatzzähne bilden. *zp* Zahnpapille. *sm* Schmelzmembran. *sp* Schmelzpulpa. *se* äusseres Epithel des Schmelzorgans. *zs* Zahnsäckchen. *k* knöcherne Zahnalveole.

Inzwischen sind auch von Seiten des Bindegewebes die ersten zur Zahnbildung hinführenden Schritte geschehen (Fig. 149 *A* u. *B*). An der Basis jedes Kolbens gerathen die Bindegewebszellen in lebhafte Wucherung und erzeugen eine dem späteren Zahne entsprechend geformte Papille (*zp*). Diese wächst, wie die Papillen der Hautzähne in die Epidermis, in das Schmelzorgan hinein, welches dadurch die Form einer Kappe annimmt.

Darauf differenziren sich in beiden Anlagen, soweit sie an einander grenzen, die besonderen Schichten, von welchen die Bildung des Zahnbeins und des Schmelzes ausgeht: auf der Oberfläche der Papille (Figur 149 *B zp*) nehmen die Zellen Spindelform an und legen sich zu einer Art Epithelschicht, der Schicht der Zahnbildungszellen (Membrana eboris oder Elfenbeinhaut), zusammen. Von Seiten des kappenartigen Schmelzorgans wandelt sich die unterste Lage der Zellen, welche an die Papille unmittelbar angrenzt, zu sehr langen Cylindern um und wird zur Schmelzmembran (*sm*) (Membrana adamantinae). Letztere wird an der Basis der Papille allmählich niedriger und geht hierauf in eine Lage mehr cubischer Elemente (*se*) über, welche die Oberfläche der Kappe gegen das Bindegewebe der Umgebung abgrenzt. Zwischen beiden Zellenlagen (dem äusseren und dem inneren Epithel Kölliker's)

gehen die übrigen Epithelzellen eine eigenthümliche Metamorphose ein und liefern eine Art Gallertgewebe, die Schmelzpulpa (*sp*); sie scheiden nämlich eine schleim- und eiweissreiche Flüssigkeit zwischen sich aus und werden selbst zu sternförmigen Zellen, die durch Ausläufer zu einem feinen Netze unter einander verbunden sind. Die Schmelzpulpa ist im fünften bis sechsten Monat am reichlichsten entwickelt und nimmt dann bis zur Geburt in demselben Maasse wieder ab, als sich die Zähne vergrössern.

Das die ganze Anlage umhüllende Bindegewebe erhält reichliche Blutgefässe, von denen auch Sprosse in die Papille hineindringen, es grenzt sich von der Umgebung etwas ab und wird als Zahnsäckchen unterschieden (Fig. 149 *B zs*).

Die weichen Zahnanlagen vergrössern sich bis zum fünften Monat der Embryonalentwicklung und nehmen hierbei die besondere Form der Zähne an, die aus ihnen hervorgehen sollen, der Schneide-, der Eck-, der Backzähne. Dann erst beginnt die Verknöcherung (Fig. 150) in derselben Weise wie bei den Hautzähnen. Es wird von den Odontoblasten (*o*) oder Elfenbeinzellen ein Zahnbeinkäppchen (*zb*) ausgeschieden, welches gleichzeitig von Seiten der Schmelzmembran (*sm*) einen dünnen Ueberzug von Emaille (*s*) erhält; hierauf lagern sich auf die ersten Schichten immer neue ab, bis die Zahnkrone fertig ist. Unter dem Druck der letzteren atrophirt die Schmelzpulpa (*sp*), die beim Neugeborenen nur noch einen dünnen Ueberzug bildet. Die Papille (*zp*) wandelt sich in ein gallertiges, Blutgefässe (*g*) und Nerven enthaltendes Bindegewebe um und füllt als sogenannte Pulpa die Zahnhöhle aus. Je grösser die ganze Anlage wird, um so mehr hebt sie das die Kieferränder überziehende Zahnfleisch in die Höhe und verdünnt es allmählich. Schliesslich durchbricht sie es beim Neugeborenen und streift dabei den atrophisch gewordenen Rest vom Schmelzorgan von ihrer Oberfläche ab.

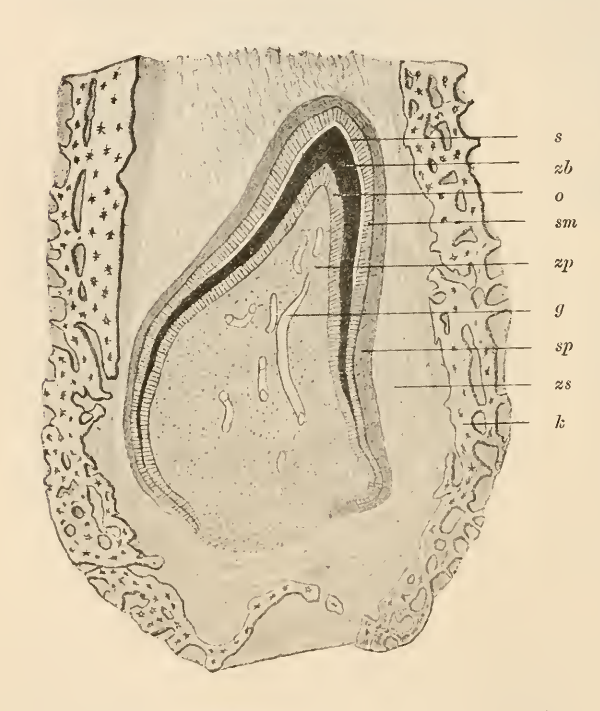


Fig. 150. Durchschnitt durch die Zahnanlage eines jungen Hundes.
k knöcherne Zahnalveole. *zp* Zahnpapille. *g* Blutgefäss. *o* Odontoblastenschicht (Elfenbeinmembran). *zb* Zahnbein. *s* Schmelz. *sm* Schmelzmembran. *zs* Zahnsäckchen.

Jetzt ist auch die Zeit gekommen, in welcher die dritte feste Zahn-

substanz, das die Wurzel einhüllende Cement, entsteht. Soweit nämlich das Elfenbein keinen Ueberzug von Schmelz empfangen hat, beginnt das angrenzende Bindegewebe des Zahnsäckchens (*zs*), nachdem der Durchbruch der Zähne erfolgt ist, zu verknöchern und ein echtes, an SHARPEY'schen Fasern reiches Knochengewebe zu liefern, welches zur festeren Verbindung der Zahnwurzel mit ihrer bindegewebigen Umgebung beiträgt.

Der Durchbruch der Zähne erfolgt gewöhnlich in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres mit einer gewissen Regelmässigkeit. Zuerst brechen die inneren Schneidezähne des Unterkiefers im 6. bis 8. Monat durch; hierauf folgen nach einigen Wochen diejenigen des Oberkiefers nach. Die äusseren Schneidezähne erscheinen im 7. bis 9. Monat, und zwar im Unterkiefer auch wieder etwas früher als im Oberkiefer. Meist zu Anfang des zweiten Lebensjahres kommen die vorderen Backzähne hervor, zuerst die des Unterkiefers; hierauf werden die Lücken in den beiden Zahnreihen ausgefüllt, indem in der Mitte des zweiten Jahres die Eck- oder Hundszähne das Zahnfleisch durchbrechen. Zuletzt erfolgt der Durchbruch der hinteren Backzähne, der sich bis in's dritte Lebensjahr verzögern kann.

Ausserordentlich frühzeitig erscheinen die Anlagen der Ersatzzähne neben denen der Milchzähne. Sie nehmen gleichfalls von der Epithelleiste ihren Ursprung. Letztere reicht, wie (Fig. 149 *A* u. *B*) schon früher hervorgehoben wurde, von der Stelle, wo sich die Schmelzorgane der Milchzähne von ihr abgelöst haben und nur durch einen Epithelstrang, den Hals, in Verbindung geblieben sind, noch weiter in die Tiefe (zl^1). Hier treten alsbald nahe der Kante der Leiste (Fig. 151 sm^2, zp^2) abermals kolbenförmige Epithelwucherungen und Zahnpapillen auf, die nach innen von den Säckchen der Milchzähne gelegen sind. Ausserdem entwickeln sich die Schmelzorgane der hinteren Backzähne (der Molarzähne), welche keinem Wechsel unterworfen sind, sondern überhaupt nur einmal angelegt werden, am rechten und linken Ende der beiden Epithelleisten. Die Verknöcherung der zweiten Zahngeneration nimmt etwas vor der Geburt an den ersten grossen Backzähnen ihren Anfang, worauf im ersten und zweiten Lebensjahre die Schneidezähne, Eckzähne etc. nachfolgen. Im sechsten Lebensjahre sind daher gleichzeitig 48 verknöcherte Zähne, und zwar 20 Milchzähne und 28 bleibende Zahnkronen, sowie 4 noch zellige Anlagen der Weisheitszähne im Ober- und Unterkiefer enthalten.

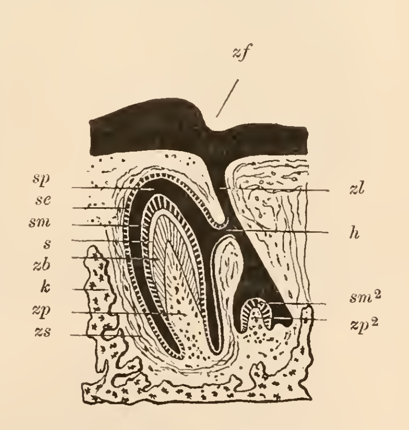


Fig. 151. Schematischer Durchschnitt zur Entwicklung der Milchzähne und der bleibenden Zähne der Säugethiere. Drittes an Figur 149 *A.* und *B.* sich anschliessendes Stadium.

zf Zahnfurche. *zl* Zahnleiste. *k* knöcherne Zahnalveole. *h* Hals, durch welchen das Schmelzorgan des Milchzahns mit der Zahnleiste *zl* zusammenhängt. *zp* Zahnpapille. zp^2 Zahnpapille des bleibenden Zahnes. *zb* Zahnbein. *s* Schmelz. *sm* Schmelzmembran. sm^2 Schmelzmembran des bleibenden Zahns. *sp* Schmelzpulpa. *se* äusseres Epithel des Schmelzorgans. *zs* Zahnsäckchen.

Im siebenten Lebensjahr beginnt gewöhnlich der Zahnwechsel. Derselbe wird dadurch eingeleitet, dass unter dem Druck der heranwachsenden neuen Generation die Wurzeln der Milchzähne einer Zerstörung und Aufsaugung anheimfallen. Man erhält hier genau dieselben Bilder, wie beim Schwund des Knochengewebes, worüber die eingehenden Untersuchungen Kölliker's vorliegen. Es entstehen an den Zahnwurzeln die bekannten Howship'schen Grübchen, in welchen grosse, vielkernige Zellen, die Ostoklasten oder Knochenzerstörer, eingebettet sind. Die Zahnkronen werden gelockert, indem sie den Zusammenhang mit den tieferen Bindegewebsschichten verlieren. Schliesslich werden sie dadurch, dass die bleibenden Zähne unter Ausbildung ihrer Wurzeln aus den Kieferhöhlen hervorbrechen, in die Höhe gehoben und zum Ausfall gebracht.

Die bleibenden Zähne treten gewöhnlich in folgender Ordnung auf. Zuerst erscheinen im siebenten Jahre die ersten Molares, ein Jahr später die unteren mittleren Schneidezähne, welchen die oberen ein wenig später nachfolgen; im neunten Jahre brechen die seitlichen Schneidezähne durch, im zehnten Jahre die ersten Praemolares, im elften die zweiten Praemolares. Dann erst kommen im zwölften und dreizehnten Jahre die Eckzähne und die zweiten Molares zum Vorschein. Der Durchbruch der dritten Molares oder der Weisheitszähne unterliegt vielen Schwankungen, er kann im siebzehnten Lebensjahre erfolgen, sich aber auch bis zum dreissigsten verzögern. Zuweilen erhalten die Weisheitszähne überhaupt keine vollständige Ausbildung, so dass auch das Hervorbrechen ganz unterbleibt.

B. Die aus dem Schlunddarm entstehenden Organe: Thymus, Schilddrüse, Kehlkopf und Lunge.

Während bei den kiemenathmenden Wirbelthieren die Schlundspalten zeitlebens sich erhalten und zur Athmung dienen, schliessen sie sich bei allen Amnioten, sowie theilweise auch bei den Amphibien vollständig. Eine Ausnahme macht nur die erste zwischen Kiefer- und Zungenbogen gelegene Spalte, die zur Paukenhöhle und Eustachi'schen Röhre umgebildet, in den Dienst des Gehörorgans tritt, wo sie uns später noch beschäftigen wird.

Ganz spurlos verschwinden indessen auch die übrigen Schlundspalten nicht. Aus Epithelstrecken derselben entsteht ein in seiner Function noch räthselhaftes Organ der Halsgegend, die Thymus, deren Morphologie in der letzten Zeit sehr wesentlich gefördert worden ist.

1) Die Thymus

ist seit mehreren Jahren ein bevorzugter Gegenstand entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen geworden, seitdem Kölliker bei Säugethierembryonen die interessante Entdeckung gemacht hat, dass sie ihre Entstehung aus dem Epithel einer Schlundspalte nimmt. Diese Entdeckung ist seitdem bestätigt und dabei noch dahin erweitert worden, dass auch bei solchen Thieren, die dauernd durch Kiemen athmen, sich die Thymus aus Epithelstrecken der offenen und in Gebrauch befindlichen Kiemenspalten entwickelt.

Betrachten wir zunächst das letztere als das ursprünglichere Verhältniss. Wie uns Dohrn, Maurer und de Meuron berichtet haben,

hat die Thymus (*th*) der Selachier (Fig. 152) und der Knochenfische einen vielfältigen Ursprung und leitet sich aus einzelnen soliden Epithelwucherungen her, die an den dorsalen Enden aller Kiemenspalten, und zwar in stärkerem Maasse an den vorderen als an den nach hinten gelegenen, stattfinden. Bei den Knochenfischen verschmelzen die einzelnen Anlagen frühzeitig, noch ehe sie sich von ihrem Mutterboden abgeschnürt haben, zu einem über dem Ansatz der Kiemenbogen gelegenen spindelförmigen Organ, das ebenso wie bei den Selachiern später selbständig wird. Einen eigenthümlichen histologischen Character gewinnt die ursprünglich epitheliale Bildung dadurch, dass sie von bindegewebigen Elementen durchwachsen wird. Erstens wandern Lymphzellen in grosser Menge zwischen die Epithelzellen ein in ähnlicher Weise, wie es Stöhr als häufiges Vorkommniss im Bereich der Schleimhäute beschrieben hat. Zweitens wird die Epithelwucherung von Bindegewebe, in welchem es zur Bildung von Lymphfollikeln kommt, nach allen Richtungen durchsetzt und in kleine Partieen aufgelöst. Hierdurch gewinnt die Thymus das Aussehen eines lymphoiden Organes, in welchem sich die Epithelreste zum Theil nur noch in sehr kleinen kugeligen Partieen als Hassall'sche Körperchen erhalten. Auf einem noch späteren Entwicklungsstadium entstehen im Organ unregelmässige, mit moleculären Körnchen erfüllte Höhlen durch Zerfall von Lymphzellen und durch hie und da stattfindende Einschmelzung des reticulären Bindegewebes.

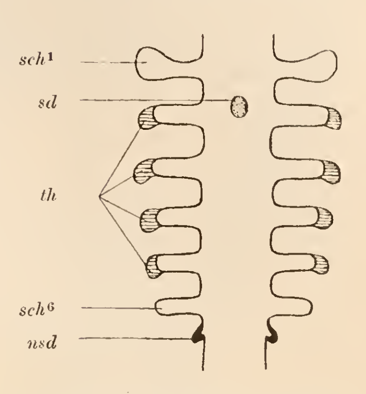


Fig. 152. Schema zur Entwicklung der Thymus, der Schilddrüse und der Nebenschilddrüsen und ihrer Beziehungen zu den Schlundtaschen von einem Haiembryo nach de Meuron.

*sch*¹ — *sch*⁶ erste bis sechste Schlundtasche. *th* Anlage der Thymus. *sd* Schilddrüse. *nsd* Nebenschilddrüse.

Bei den höheren, lungenathmenden Wirbelthieren leitet sich die Thymus entweder vom Epithel der zweiten bis vierten oder nur der

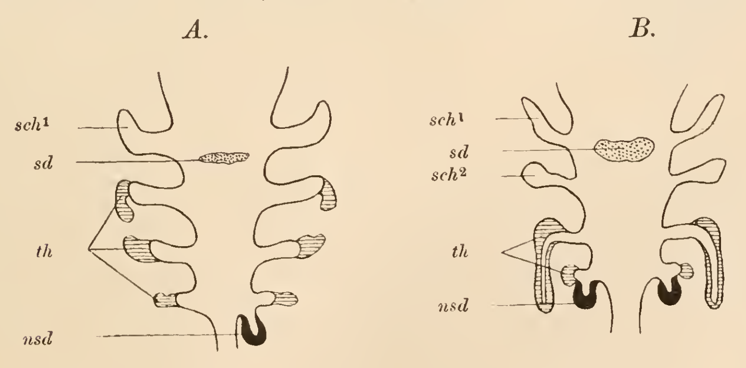
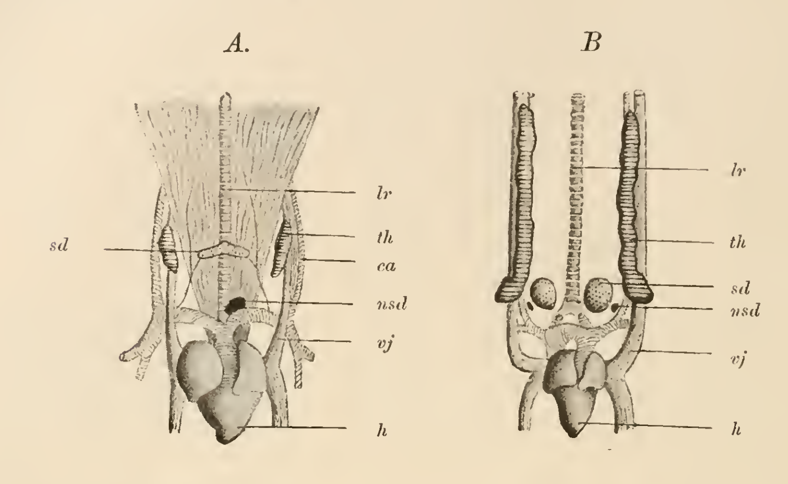


Fig 153. Zwei Schemata der Entwicklung der Thymus, der Schilddrüse und der Nebenschilddrüse und ihrer Beziehungen zu den Schlundtaschen von einem Eidechsenembryo *A* und einem Hühnerembryo *B*. Nach de Meuron.

*sch*¹, *sch*² erste, zweite Schlundtasche. *sd* Schilddrüse. *nsd* Nebenschilddrüse. *th* Thymusanlagen.

dritten und vierten sich schliessenden Schlundspalte her. Ersteres ist bei den Reptilien (Figur 153 *A*), letzteres bei Vögeln und Säugethieren (Figur 153 *B*) der Fall. Bei Reptilien und Vögeln verschmelzen die beiden Anlagen frühzeitig auf jeder Seite der Luftröhre zu einem länglichen Gewebsstreifen, welcher bei jenen kürzer (Fig. 154 *A*), bei diesen sehr langgestreckt ist (Fig. 154 *B*).



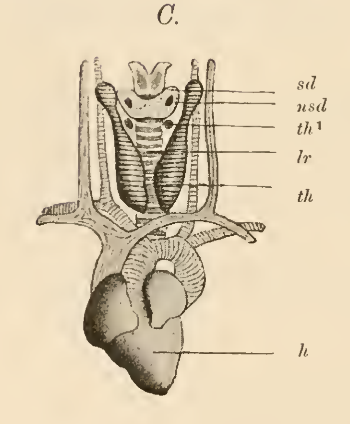


Fig. 154. Halbschematische Abbildungen zur Veranschaulichung der definitiven Lage von Thymus, Schilddrüse und Nebenschilddrüse am Hals der Eidechse *A*, des Huhnes *B*, des Kalbes *C*. Nach de Meuron.

sd Schilddrüse. *nsd* Nebenschilddrüse. *th* Thymus. th^1 Nebenthymus. *lr* Luftröhre. *h* Herz. *vj* Vena jugularis. *ca* Carotis.

Bei den Säugethieren trägt hauptsächlich die dritte Kiemenspalte zur Bildung der Thymus bei. Nach Kölliker, Born und Rabl soll sie sogar allein in Frage kommen, während de Meuron, Kastschenko und His eine theils mehr, theils weniger abweichende Darstellung geben.

De Meuron findet, dass auch von dem dorsalen Ende der vierten Kiemenspalte beim Kalb sich eine kleine Epithelpartie (Fig. 154 *C*) ablöst, deren Schicksal er indessen beim Erwachsenen nicht in erschöpfender Weise feststellen konnte. Kastschenko lässt zwar auch den grössten Theil der Thymus aus der dritten Schlundtasche hervorgehen, leitet aber einen anderen Theil von der Epidermis der früher erwähnten Halsbucht (Sinus cervicalis) her. Am weitesten entfernt sich His von der geläufigen Darstellung, indem nach seinen Untersuchungen menschlicher Embryonen die Thymus von der Epithelauskleidung des Sinus cervicalis (Fig. 135 u. 137 *hb*), der sich zu einem Schlauch abschnürt, einzig und allein abstammt.

Die weiteren Veränderungen der Thymusanlage bei den Säugethieren und beim Menschen lassen sich kurz dahin zusammenfassen:

Der wahrscheinlich von der dritten Schlundtasche aus gebildete Thymusschlauch schliesst nur einen sehr engen Hohlraum ein, besitzt dagegen eine dicke, aus vielen länglichen Epithelzellen zusammengesetzte Wandung. (Fig. 155.) Er wächst alsdann nach abwärts dem Herzbeutel entgegen und beginnt an diesem Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse zahlreiche, rundliche Seitenäste zu treiben (*c*). (Kölliker.) Diese sind von Anfang ihrer Entstehung an solid, während der am Hals gelegene schlauchartige Theil (*a*) immer noch einen engen Hohlraum erkennen lässt.

Die Sprossung dauert noch längere Zeit fort und greift dabei auf das entgegengesetzte Ende des ursprünglich einfachen Drüsenschlauchs über, bis das ganze Organ den ihm eigenthümlichen lappigen Bau angenommen hat. Gleichzeitig geht auch eine histologische Metamorphose vor sich. Lymphoides Bindegewebe und Blutgefässe wachsen in die dicken Epithelwandungen hinein und vernichten allmählich das einer acinösen Drüse gleichende Aussehen. Mehr und mehr gewinnen die lymphoiden, aus der Umgebung abstammenden Elemente beim Grösserwerden des Organs die Oberhand; die Epithelreste sind schliesslich nur noch in den Hassal'schen concentrischen Körpern aufzufinden, wie Maurer für Knochenfische nachgewiesen und His wohl mit Recht auch für den Menschen und die Säugethiere vermuthet hat. Die ursprünglich vorhandene, von der Einstülpung herrührende Höhlung geht verloren, und dafür erscheinen später neue, wohl durch Erweichung des Gewebes entstehende, unregelmässige Hohlraumbildungen.



Fig. 155. Thymus eines Kaninchenembryo von 16 Tagen vergr. Nach Kölliker. *a* Thymuscanal. *o* oberes, *c* unteres Ende des Organs.

Das weitere Schicksal der Thymus beim Menschen lässt zwei Perioden, eine der fortschreitenden und eine der rückschreitenden Entwicklung unterscheiden.

Die erste Periode reicht etwa bis ins zweite Lebensjahr hinein. Die Thymus der linken und rechten Seite rücken bei ihrer Vergrösserung in der Medianebene dicht zusammen und verschmelzen hier zu einem unpaaren, lappigen Organ, dessen doppelter Ursprung sich nur noch dadurch kundgibt, dass es gewöhnlich aus zwei, durch Bindegewebe getrennten Seitenhälften zusammengesetzt ist. Es liegt vor dem Herzbeutel und den grossen Gefässen hinter dem Brustbein und verlängert sich oft nach oben in zwei Hörner, die bis zur Schilddrüse reichen.

Die zweite Periode zeigt uns das Organ in rückschreitender Metamorphose, die meist zu einem vollständigen Schwund führt, worüber das Nähere in Lehrbüchern der Gewebelehre nachzulesen ist.

2) Die Schilddrüse

findet sich an der vorderen Fläche des Halses und scheint sich in fast allen Klassen der Wirbelthiere in einer ziemlich übereinstimmenden typischen Weise aus einer unpaaren und einer paarigen Einstülpung des Epi-

theils der Rachenhöhle zu entwickeln. Wir haben daher unpaare und paarige Schilddrüsenanlagen zu unterscheiden.

Die unpaare Anlage ist die am längsten bekannte. Wie namentlich durch die Untersuchungen von W. Müller nachgewiesen worden ist, fehlt sie in keiner einzigen Klasse der Wirbelthiere. Sie scheint ein Organ sehr alten Ursprungs zu sein, welches zu der Hypobranchialrinne des Amphioxus und der Tunicaten genetische Beziehungen darbietet.

Dohrn ist dieser Hypothese entgegengetreten und hat die auch noch von anderer Seite getheilte, aber der Begründung bedürftige Ansicht ausgesprochen, dass die Schilddrüse der Rest einer verloren gegangenen Kiemenspalte der Wirbelthiere sei.

Die unpaare Schilddrüse entwickelt sich als eine kleine Ausstülpung des Epithels der vorderen Schlundwand in der Medianebene und in der Gegend des zweiten Schlundbogens. Sie löst sich darauf vollständig von ihrer Ursprungsstätte ab und verwandelt sich entweder in einen soliden, kugeligen Körper (Selachier, Teleostier, Amphibien etc.) oder in ein mit enger Höhle versehenes Epithelbläschen (Vögel, Säugethiere, Mensch etc.). Letzteres büsst später seinen Hohlraum gleichfalls ein.

Beim Menschen steht die Entwicklung des unpaaren Theils der Schilddrüse, wie His in seinen Untersuchungen menschlicher Embryonen berichtet, in Beziehung zur Bildung der Zungenwurzel. Die schon früher beschriebenen, in der Gegend des zweiten und dritten Visceralbogens am Boden der Schlundhöhle gelegenen Wülste, welche sich zur Zungenwurzel in der Medianebene vereinigen, umgrenzen eine tiefe Bucht, welche der Ausstülpung des Rachenepithels der übrigen Wirbelthiere gleichwerthig ist. Durch weiteres Zusammenrücken der Wülste schliesst sich die Bucht zu einer Epithelblase, welche noch längere Zeit durch einen engen Gang, den Ductus thyreoglossus, mit der Zungenoberfläche in Verbindung bleibt.

Die paarigen Schilddrüsenanlagen sind von Stieda und Wölfler vor wenigen Jahren an Säugethierembryonen entdeckt, darauf von Born, His und Kastschenko, namentlich aber von de Meuron in der ganzen Reihe der Wirbelthiere (die Cyclostomen ausgenommen) genauer untersucht worden. Bei Amphibien sowohl als bei Vögeln und Säugethieren (Fig. 153 *B*) bilden sich einige Zeit nach dem Erscheinen der unpaaren Anlage zwei hohle Ausstülpungen des ventralen Schlundepithels hinter dem letzten Schlundbogen im Anschluss an die letzte Schlundspalte. Sie kommen unmittelbar an beide Seiten des Kehlkopfeingangs zu liegen. Bei manchen Reptilien (Fig. 153 *A nsd*) zeigt sich die interessante Abweichung, dass nur auf der linken Körperhälfte sich eine Ausstülpung entwickelt, während sie rechts rudimentär geworden ist. Sogar bei den Selachiern (Fig. 152) sind, wie de Meuron mit Recht zu behaupten scheint, paarige Schilddrüsenanlagen vorhanden. Es sind dies die schon früher erwähnten, von v. Bemmelen entdeckten Suprapericardialkörper. Dieselben entstehen als Ausstülpung des Schlundepithels hinter der letzten Kiemenspalte nahe dem vorderen Herzende. In allen Fällen lösen sich die ausgestülpten Epithelportionen von ihrem Mutterboden ab, werden ringsum von Bindegewebe eingeschlossen und gehen dann ähnliche Umbildungen wie die unpaaren Schilddrüsenanlagen ein.

Hinsichtlich ihrer definitiven Lage bestehen erhebliche Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Wirbelthierklassen. Bei den Selachiern

bleiben die Suprapericardialkörper von der unpaaren Schilddrüse weit entfernt, in der Nähe des Herzens gelagert. Bei den anderen Wirbelthieren rücken sie mehr oder minder in ihre Nähe und haben hier den Namen der Nebenschilddrüsen erhalten. (Fig. 154 *A* u. *B nsd.*) Bei den Säugethieren und dem Menschen schliesslich hat die Annäherung zu einer vollständigen Verschmelzung der unpaaren und der paarigen lateralen Anlagen geführt (Fig. 154 *C*). Sie bilden zusammen einen hufeisenförmigen, den Kehlkopf umgreifenden Körper. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die lateralen Anlagen im Vergleich zur medianen zur Zeit ihrer Verschmelzung nur sehr kleine Knötchen darstellen. Daher schreibt auch KASTSCHENKO den ersteren wohl mit Recht keine grosse Bedeutung für die Entwicklung der Gesammtmasse der Schilddrüse zu, während HIS sie beim Menschen zu den voluminösen Seitenlappen und die unpaare Anlage zu dem kleinen Mitteltheil werden lässt.

Die weitere Entwicklung des durch Verschmelzung entstandenen Körpers vollzieht sich bei allen Wirbelthieren in sehr ähnlicher Weise; sie lässt zwei Stadien unterscheiden.

Auf dem ersten Stadium wächst die Gesammtanlage in zahlreiche cylindrische Stränge aus, die wieder seitliche Knospen treiben (Fig. 156). Indem sich diese unter einander verbinden, entsteht ein Netzwerk, in dessen Lücken sich Gefässsprossen mit embryonalem Bindegewebe ausbreiten. Beim Hühnchen findet man die Schilddrüse auf diesem Stadium am neunten Tage der Bebrütung, bei Kaninchenembryonen, wenn sie etwa 16 Tage alt sind, beim Menschen im zweiten Monat.



Fig. 156. Rechte Hälfte der Schilddrüse eines Schweinsembryo von 21,5 mm Scheitelsteisslänge. Nach BORN. Vergr. 80fach.

Die laterale *LS* und mediane *MS* Schilddrüse sind in Verschmelzung begriffen. *g* Blutgefässe. *tr* Trachea.

Auf dem zweiten Stadium zerfällt das Netzwerk der Epithelbalken in die für die Schilddrüse characteristischen Follikel. Es erhalten die Balken ein enges Lumen, um welches die cylindrischen Epithelzellen regelmässig angeordnet sind. Dann bilden sich an ihnen in kleinen Abständen voneinander Erweiterungen aus, die durch leichte Einschnürungen



Fig. 157. Schnitt durch die Schilddrüse eines Schafembryo von 6 cm. Nach W. MÜLLER.

sch schlauchförmige Drüsenanlagen. *f* in Bildung begriffene Drüsenfollikel. *b* interstitielles Bindegewebe mit Blutgefässen (*g*).

getrennt sind. (Fig. 157.) Indem letztere tiefer werden, zerfällt schliesslich das gesammte Netzwerk der Stränge in zahlreiche kleine, hohle Epithelbläschen oder Follikel, die durch ein gefässreiches, embryonales Bindegewebe von einander getrennt sind. Später vergrössern sich die Follikel, namentlich beim Menschen, dadurch, dass von den Epithelzellen colloide Substanz in beträchtlicherer Menge in den Hohlraum ausgeschieden wird.

Für die menschliche Schilddrüse dürften noch einige weitere Detailangaben, die wir His verdanken, von Interesse sein. Einmal ist hervorzuheben, dass die seitlichen Anlagen erheblich voluminöser sind als das Mittelstück und dass hierdurch die spätere Grundform des Organs von Anfang an vorausbestimmt ist. Zweitens erklären sich aus der Entwicklung einige seltenere anatomische Befunde (His), wie der Ductus lingualis, der Ductus thyreoideus, die Glandula suprahyoidea und praehyoidea. Wie schon erwähnt wurde, hängt beim Menschen die unpaare Schilddrüsenanlage mit der Zungenwurzel zusammen durch den Ductus thyreolingualis. Derselbe verlängert sich, wenn die Schilddrüse von ihrem Ursprung weg weiter nach abwärts rückt, zu einem feinen epithelialen Gang, dessen Ausmündungsstelle dauernd als Foramen coecum an der Zungenwurzel sichtbar bleibt. Die übrige Strecke bildet sich in der Regel zurück, bleibt aber ab und zu in einzelnen Theilen auch dauernd erhalten. So verlängert sich zuweilen das Foramen coecum in einen $2^1/_2$ cm langen, zum Zungenbeinkörper führenden Canal (Ductus lingualis). In anderen Fällen geht der mittlere Theil der Schilddrüse nach oben in ein Horn über, das sich bis zum Zungenbein in ein Rohr fortsetzt (Ductus thyreoideus). Endlich sind nach His wohl auch als Reste des Ductus thyreolingualis die in der Umgebung des Zungenbeins ab und zu beobachteten Drüsenbläschen zu deuten, die Nebenschilddrüsen, wie die Glandula supra- und prae-hyoidea.

3) Lunge und Kehlkopf.

Die Lunge mit ihrem Ausführapparat (Kehlkopf und Luftröhre) entwickelt sich aus dem Schlunddarm, einer gelappten Drüse vergleichbar, in einer, wie es scheint, für alle amnioten Wirbelthiere ziemlich übereinstimmenden Weise. Unmittelbar hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage (Fig. 158 *Sd*) entsteht an der ventralen Seite des Schlunddarms eine Rinne (*Kk*), welche an ihrem proximalen Ende ein wenig ausgeweitet ist. Beim Hühnchen wird sie schon am Anfang des dritten Tages, beim Kaninchen am zehnten Tage nach der Befruchtung und beim menschlichen Embryo von 3,2 mm Länge bemerkbar. Bald setzt sich die rinnenförmige Ausbuchtung durch zwei seitliche Leisten von dem oberen Abschnitt des Darmrohrs ab, wodurch die erste Andeutung einer Sonderung in Speise- und Luftröhre gegeben ist (Fig. 158). Hierauf wachsen aus ihrem erweiterten hinteren Ende (Fig. 158 u. 140) zwei kleine Schläuche (*Lg*, die Anlagen der beiden Lungenflügel), nach beiden Seiten hervor (beim Hühnchen in der Mitte des dritten Tages). In eine dicke Schicht embryonalen Bindegewebes eingehüllt, grenzen sie nach hinten unmittelbar an die Herzanlage an, seitlich ragen sie in die vordere spaltförmige Verlängerung der Leibeshöhle hinein. Hiermit sind die wesentlichen Theile des Athmungsapparats angelegt; sie gleichen bei den amnioten Wirbelthieren auf diesem Stadium den einfachen Sack-

bildungen, als welche uns die Lungen bei den Amphibien dauernd entgegentreten.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung trennen sich die durch einen Spalt communicirenden Anlagen von Luft- und Speiseröhre durch eine Abschnürung, die von hinten, wo die Lungenbläschen hervorgesprosst sind, beginnt und allmählich nach vorn fortschreitet. Hier unterbleibt die Abschnürung an der Stelle, welche zum Eingang des Kehlkopfes wird. Letzterer lässt sich beim Menschen am Ende der fünften Woche als eine Anschwellung am Anfang der Luftröhrenanlage unterscheiden; seine Knorpel erhält er in der achten bis neunten Woche. Von diesen soll der Schildknorpel nach vergleichend-anatomischen Untersuchungen von Dubois durch Verschmelzung eines vierten und fünften Schlundbogens entstehen, während Ring- und Stellknorpel sowie die Halbringe der Luftröhre selbständige Verknorpelungen in der Schleimhaut sind.



Fig. 158. Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo (*R* His) **von 5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 20.

RT Rathke'sche Tasche. *Uk* Unterkiefer. *Sd* Schilddrüse. *Ch* Chorda dorsalis. *Kk* Kehlkopfeingang. *Lg* Lunge. *Mg* Magen. *P* Pancreas. *Lbg* Lebergang. *Ds* Dottergang (Darmstiel). *All* Allantoisgang. *W* Wolff'scher Gang mit hervorspringendem Nierengang (Ureter). *B* Bursa pelvis.

In der Umwandlung der primitiven Lungenschläuche sind zwei Stadien beim Menschen und bei den Säugethieren zu unterscheiden.

Das erste Stadium beginnt damit, dass sich der Schlauch verlängert und am Ursprung aus der Luftröhre verdünnt, am anderen Ende dagegen erweitert. Dabei treibt er nach Art einer acinösen Drüse (beim Menschen vom Ende des ersten Monats an (His)) hohle Ausstülpungen, welche in die dicke Bindegewebshülle hineinwachsen und sich an ihrem blinden Ende wieder zu Bläschen erweitern. Die erste Sprossenbildung ist auf beiden Seiten eine u n s y m m e t r i s c h e (Fig. 159A), i n d e m d e r l i n k e

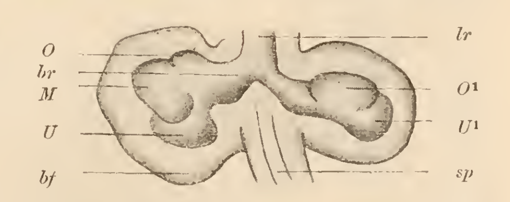


Fig. 159 A. Constructionsbild der Lungenanlage von einem menschlichen Embryo (*Pr* His) **von 10 mm Nackenlänge.** Nach His. Vergr. 50fach.

lr Luftröhre. *br* rechter Bronchus. *sp* Speiseröhre. *bf* bindegewebige Hülle und Serosa (Brustfell), in welche die epitheliale Lungenanlage hineinwächst. *O M U* Anlage des rechten oberen, des mittleren, des unteren Lungenlappens. O^1 U^1 desgleichen von der linken Lunge.

Lungenschlauch zwei, der rechte drei knospenartige Auftreibungen liefert. Hiermit ist von Anfang an ein wichtiges Verhältniss in der Architectur der Lunge festgestellt, nämlich die Sonderung des rechten Flügels in 3, des linken in 2 Hauptlappen.

Die weitere Sprossung ist eine ausgeprägt dichotome (Fig. 159 B). Sie geschieht in der Weise, dass jedes Endbläschen (primitives Lungenbläschen), welches anfangs kuglig ist, sich an seiner der Anheftung gegenüberliegenden Wand abplattet und einschnürt (*lb*). So spaltet es sich gleichsam in 2 neue Lungenbläschen, die sich dann weiter in einen längeren Stiel (Seitenbronchus) und eine kuglige Erweiterung sondern. Indem sich ein derartiger Sprossungsprocess noch längere Zeit, beim Menschen bis in den sechsten Monat, fortsetzt, entsteht ein complicirtes Canalsystem, der Bronchialbaum, der links und rechts mit einem Haupt-Bronchus in die Luftröhre einmündet und an seinen immer feiner werdenden Endzweigen mit kolbenförmigen Erweiterungen, den primitiven Lungenbläschen, besetzt ist. Letztere sind anfangs nur an der Oberfläche des Lungenflügels gelegen, während das Canalwerk die Mitte einnimmt.

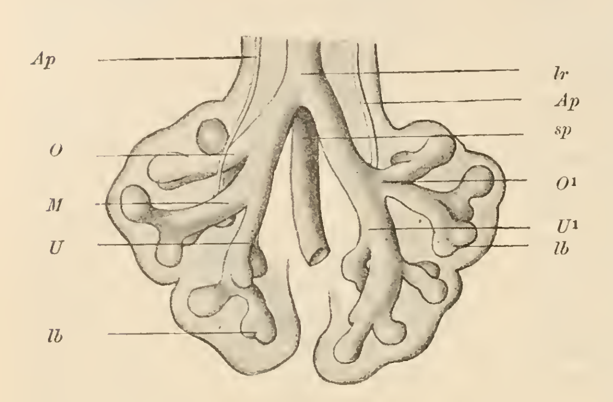


Fig. 159 B. Constructionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo (*N* His). Nach His. Vergr. 50 fach.

Ap Arteria pulmonalis. *lr* Luftröhre. *sp* Speiseröhre. *lb* Lungenbläschen in Theilung. *O* rechter oberer Lungenlappen mit zuführendem eparteriellem Bronchus. *M*, *U* rechter mittlerer und unterer Lungenlappen. O^1 linker oberer Lungenlappen mit zuführendem hyparteriellem Bronchus, U^1 linker unterer Lungenlappen.

Während der Sprossung rücken die an Volum sich vergrössernden Lungen weiter nach abwärts in die Brusthöhlen hinein und kommen dabei mehr und mehr links und rechts vom Herzen zu liegen. Beim Hineinwachsen in die Brusthöhlen (Fig. 280 *br.h*) treiben sie die seröse Auskleidung derselben vor sich her und erhalten auf diese Weise ihren Brustfellüberzug (die Pleura pulmonalis oder das viscerale Blatt der Pleura).

Auf dem zweiten Stadium nimmt das bis jetzt nach dem Typus einer traubenförmigen Drüse gebaute Organ die characteristische Lungenstructur an. Die Umbildung beginnt beim Menschen, wie Kölliker angibt, im sechsten Monat und findet im letzten Monat der Schwangerschaft ihren Abschluss. Es entstehen jetzt an den feinen Endröhrchen des Bronchialbaumes, den Alveolargängen, sowie an ihren endständigen blasenartigen Erweiterungen dicht bei einander sehr zahlreiche kleine Aussackungen. Dieselben schnüren sich aber im Unterschied zu früher von der Ursprungsstelle nicht ab, sondern communiciren durch weite Oeffnungen und stellen so die Luftzellen oder Lungenalveolen dar. Ihre Grösse ist beim Embryo eine drei- bis viermal geringere als beim Erwachsenen; hieraus schliesst Kölliker, dass die Volumszu-

nahme der Lunge von der Geburt bis zur vollen Ausbildung des Körpers einzig und allein auf Rechnung des Wachsthums der embryonal angelegten Elemente zu setzen sei.

Die epitheliale Auskleidung der Lunge bildet sich in den einzelnen Abschnitten während der Entwicklung in verschiedener Weise aus. Im gesammten Bronchialbaum nehmen die Epithelzellen an Höhe zu, gewinnen theils eine cylindrische, theils eine cubische Form und bedecken sich vom vierten Monat an (Kölliker) auf ihrer freien Oberfläche mit Flimmern. In den Luftbläschen dagegen platten sich die nur in einer Schicht angeordneten Zellen mehr und mehr ab und werden beim Erwachsenen so dünn, dass man früher das Vorhandensein eines Epithelüberzugs ganz in Abrede stellte. Sie nehmen dann eine ähnliche Beschaffenheit wie Endothelzellen an; wie bei diesen, sind ihre gegenseitigen Grenzen nur nach Behandlung mit dünnen Silberlösungen nachzuweisen.

C. Die Drüsen des Dünndarms: Leber und Pancreas.

1) Die Leber.

In dem Abschnitt, der über die Leber handelt, ist nicht nur auf die Entwicklung des Drüsenparenchyms, sondern auch der verschiedenen Leberbänder, wie des kleinen Netzes, des Ligamentum suspensorium u. s. w., einzugehen; mit diesen ist sogar zu beginnen, da sie sich von einem Gebilde herleiten, welches entwicklungsgeschichtlich älter als die Leber ist, nämlich von einem ventralen Mesenterium oder Darmgekröse. Ein solches sollte man im Hinblick auf die paarige Entstehung der Leibeshöhle in der ganzen Länge des Darmcanals an seiner ventralen Seite in derselben Weise, wie an seiner Rückenseite, entwickelt finden. Anstatt dessen trifft man es nur am vorderen Abschnitt des Darmcanals, an einer Strecke an, welche vom Schlund bis zum Ende des Zwölffingerdarms reicht.

Eine besondere Bedeutung gewinnt dieses ventrale Mesenterium noch dadurch, dass in ihm mehrere ansehnliche Organe ihre Entstehung nehmen: nach vorn das Herz mit den das Blut zu ihm zurückführenden Gefässen, dem Endstück der Venae omphalomesentericae und der Vena umbilicalis, unmittelbar dahinter die Leber mit ihrem Ausführgang und ihren Gefässen.

Der Theil, welcher während eines frühen Entwicklungsstadiums das Herz einschliesst, heisst Mesocardium anterius und posterius oder Herzgekröse; er wird uns später bei Betrachtung der Herzentwicklung weiter beschäftigen. Der nach hinten sich anschliessende Abschnitt (Fig. 160) ist von den Embryologen bisher weniger beachtet worden; da er von der kleinen Curvatur des Magens und dem Duodenum (*du*) zur vorderen Rumpfwand ausgeht, mag er als vorderes Magen- und Duodenalgekröse oder unter einer umfassenderen Bezeichnung als vorderes Darmgekröse (*lhd* + *ls*) besonders unterschieden werden. Dasselbe ist

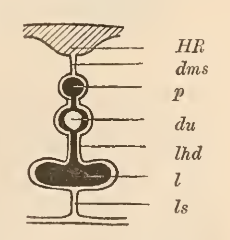


Fig. 160. Schema (Querschnittsbild) zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse des Duodenum, des Pancreas und der Leber und des zu ihnen gehörigen Bandapparates.

HR Hintere Rumpfwand. *du* Duodenum. *p* Pancreas. *l* Leber. *dms* dorsales Mesenterium. *lhd* Ligamentum hepato-duodenale. *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.

von KÖLLIKER an Durchschnitten von Kaninchenembryonen als Leberwulst und von HIS in seiner Anatomie menschlicher Embryonen als Vorleber beschrieben worden und stellt eine zellenreiche Gewebsmasse dar, welche sich zwischen Rumpfwand und die genannten Darmabschnitte hineinschiebt. In ihm trifft man auf den Querschnitten durch Embryonen vom Menschen und von Säugethieren die weiten Venae omphalomesentericae an. Soweit bei den Wirbel-

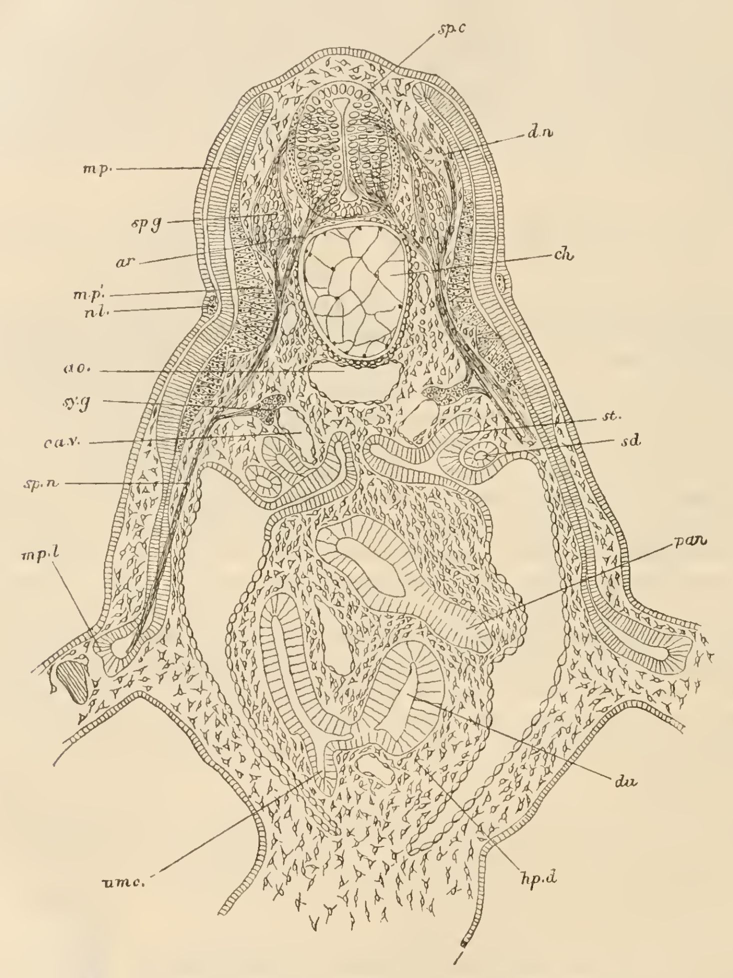


Fig. 161. Querschnitt durch den Vorderrumpf eines Scylliumembryo. Nach BALFOUR.

Zwischen der dorsalen Rumpfwand und der Bauchwand, an welcher der Ansatz vom Stiel des Dottersacks getroffen ist, spannt sich ein breites zellenreiches Mesenterium aus und trennt die Leibeshöhle vollständig in eine linke und eine rechte Hälfte. Im Mesenterium ist zweimal das Duodenum (*du*) getroffen, welches nach oben die Anlage des Pancreas (*pan*), nach unten die Anlage der Leber *hpd* abgiebt. Ferner sieht man die Abgangsstelle des Dottergangs (*umc*) vom Duodenum. *spc* Rückenmark. *spg* Ganglien der hinteren Wurzel. *ar* vordere Wurzel. *dn* dorsalwärts verlaufender, von der hinteren Wurzel entspringender Ast *mp* Muskelplatte. *mp*[1] der bereits in Muskeln umgewandelte Theil derselben. *mpl* ein Theil der Muskelplatte, aus dem die Muskeln der Extremitäten hervorgehen. *nl* Nervus lateralis. *ao* Aorta. *ch* Chorda. *syg* Sympathicusganglion. *cav* Cardinalvene. *spn* Spinalnerv. *sd* Segmentalgang (Urnierengang). *sc* Segmentalrohr (Urnierencanälchen).

thieren ein Herzgekröse (Mesocardium) und ein vorderes Darmgekröse (Mesogastrium anterius) entwickelt ist, erscheint die Leibeshöhle auch später als eine paarige Bildung.

Dies zeigt uns deutlich der Querschnitt durch einen Selachierembryo (Fig. 161). In dem bindegewebigen Mesenterium, das von der Aorta (*ao*) bis zur vorderen Rumpfwand reicht, ist das Duodenum (*du*) eingeschlossen und lässt dorsalwärts das Pancreas (*pan*) und ventralwärts die Leber (*hpd.*) aus seiner Wand hervorsprossen.

Im vorderen Darmgekröse (Leberwulst oder Vorleber) beginnt sich die Leber schon sehr frühzeitig zu entwickeln und zeigt hierbei zwei, wie sich weiter zeigen wird, unwesentliche Modifikationen, denn bald tritt sie als eine unpaare, bald als eine paarige Ausstülpung der epithelialen Auskleidung des Duodenum an seiner ventralen Fläche auf.

Das erstere ist zum Beispiel bei den Amphibien und den Elasmobranchiern der Fall. Bei Bombinator (Fig. 138) entsteht, wie GÖTTE gezeigt hat, die Leber als eine weite ventralwärts gerichtete Ausbuchtung des Darms, die unmittelbar vor der Ansammlung des Dottermaterials gelegen ist. In dieser einfachsten Form erhält sich die Leber dauernd beim Amphioxus lanceolatus, bei welchem sie unmittelbar hinter der Kiemenregion als Anhang des Darmcanals aufzufinden ist.

Paarig erscheint dagegen von Anfang an die Anlage der Leber bei den Vögeln und den Säugethieren. Wie schon seit den Untersuchungen von REMAK bekannt ist, wachsen am dritten Tage der Bebrütung beim Hühnchen (Fig. 162) zwei Schläuche (*l*) unmittelbar hinter dem spindeligen Magen (*St*) aus der ventralen Wand des Duodenum hervor. Sie wuchern in die breite Zellenmasse des ventralen Magengekröses (den Leberwulst) hinein, wenden sich, der eine mehr nach vorn und links, der andere mehr nach hinten und rechts und umfassen dabei von oben her die zum Herzen verlaufende Vena omphalomesenterica. Etwas abweichend davon ist der Hergang bei den Säugethieren. Nach den Beobachtungen von KÖLLIKER legt sich bei Kaninchenembryonen von 10 Tagen zuerst der linke primitive Leberschlauch an, zu welchem sich dann noch ein rechter Gang nach Ablauf eines Tages hinzugesellt. Auch bei menschlichen Embryonen von 4 mm Länge hat HIS zuerst nur einen einfachen Lebergang und erst einige Zeit später noch einen zweiten nachgewiesen (Fig. 140 *Lbg*).

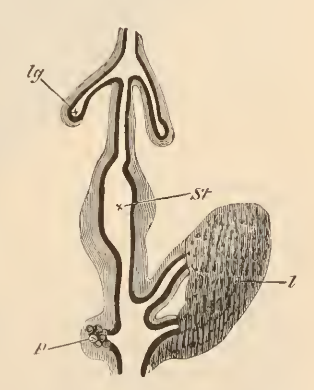


Fig. 162. Schematische Darstellung des Darmcanals eines Hühnchens vom vierten Tage. Nach GÖTTE.

Die schwarze Linie bezeichnet das innere Keimblatt, die Schattirung in ihrer Umgebung das Darmfaserblatt. *lg* Lunge. *St* Magen. *p* Pancreas. *l* Leber.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung verwandelt sich sowohl die unpaare, als die paarige Leberanlage ziemlich rasch in eine vielfach verzweigte tubulöse Drüse, welche dadurch, dass die Drüsenschläuche sich frühzeitig untereinander zu einem engen Netze verbinden, einen besonderen, von einfachen tubulösen Drüsen abweichenden Character aufgeprägt erhält. Es treiben nämlich die primitiven Leberschläuche

zahlreiche seitliche Knospen, die bei einigen Wirbelthieren (Amphibien, Elasmobranchiern) gleich von Anfang an hohl, bei anderen (Vögel, Säugethiere, Mensch) solid sind. Eingebettet in die embryonale Bindesubstanz des vorderen Darmgekröses wachsen sie hier zu hohlen Röhren, dort zu soliden Cylindern aus. Dieselben bedecken sich auch ihrerseits alsbald mit entsprechenden seitlichen Fortsätzen und so fort. Indem diese einander entgegenwachsen und, wo sie sich treffen (Fig. 163 *lc*), verschmelzen, entsteht ein dichtes Netzwerk hohler Drüsencanälchen oder solider Lebercylinder in der gemeinsamen bindegewebigen Grundlage.



Fig. 163. Durchschnitt durch die Leberanlage eines Hühnchens am 6. Tage der Bebrütung. Schwach vergrössert.

lc Netzwerk der Lebercylinder. *lc*¹ Lebercylinder quergeschnitten. *g* Blutgefässe. *gw* Gefässwand (Endothel). *bl* Blutkörperchen. *bf* Bauchfellüberzug der Leber.

Gleichzeitig mit dem epithelialen Netzwerk bildet sich in den Lücken desselben ein Netzwerk von Blutgefässen (*g*). Aus der Vena omphalomesenterica, die, wie schon oben bemerkt wurde, von beiden Leberschläuchen umfasst wird, wachsen zahlreiche Sprossen hervor und verbinden sich unter einander, indem sie Seitenäste treiben, in entsprechender Weise wie die Lebercylinder.

In diesem Zustand findet man die Leber beim Hühnchen am sechsten Tag. Sie ist jetzt schon zu einem ziemlich voluminösen Organ geworden, und ebenso, wie bei den Säugethieren und dem Menschen, aus zwei gleich grossen Lappen zusammengesetzt, von denen ein jeder aus einem der beiden primitiven Lebergänge durch Sprossung entstanden ist. Die beiden Lappen erzeugen am ventralen Mesenterium einen in die linke und einen in die rechte Leibeshöhle vorspringenden Wulst (Fig. 160).

Eine weitere Massenzunahme der Leber erfolgt in der Weise, dass von den netzförmig verbundenen Lebercylindern neue Seitenäste hervor-

sprossen und Anastomosen eingehen, wodurch fortwährend neue Maschen gebildet werden.

Hiermit sind die wesentlichen Theile der Leber in der Anlage vorhanden: 1) die secretorischen Leberzellen und die Gallengänge, 2) der Bauchfellüberzug und der Bandapparat, welche beide vom ventralen Darmgekröse herrühren. Die zum definitiven Zustand führenden Veränderungen dieser Theile sind jetzt noch in das Auge zu fassen.

Das Epithel der Ausführwege und das secretorische Leberparenchym leiten sich von den beiden Leberschläuchen und dem Netzwerk der Lebercylinder, den Bildungsproducten des Darmdrüsenblattes, her.

Die Anfangsstücke der beiden primitiven Leberschläuche werden zu dem rechten und linken Ductus hepaticus. Ursprünglich münden dieselben bei den Vögeln und Säugethieren, wie wir gesehen haben, dicht neben einander in das Duodenum ein, dann bildet sich an ihrer Einmündungsstelle eine kleine Aussackung des Duodenum, welche die beiden Ductus hepatici aufnimmt. Sie vergrössert sich allmählich zu einem langen unpaaren Canal, dem Gallengang oder Ductus choledochus, was zur Folge hat, dass sich die ganze Leber von ihrer Ursprungsstätte weiter entfernt.

Durch Aussackung entweder des Ductus choledochus oder eines der beiden Ductus hepatici legt sich die G a l l e n b l a s e mit ihrem Ductus cysticus an. Beim Menschen nimmt sie aus dem Ductus choledochus ihren Ursprung und ist bereits im zweiten Monat vorhanden.

Das Netzwerk der bald hohlen, bald soliden Lebercylinder wandelt sich in einer doppelten Weise um.

Ein Theil wird zu den Ausführgängen (den Ductus biliferi). In den Fällen, in denen anfangs die Lebercylinder solid erscheinen, beginnen sie sich auszuhöhlen und ihre Zellen sich zu einem cubischen oder cylindrischen Epithel um das Lumen herum anzuordnen. Hierbei müssen einzelne Zweige des Netzwerks sich rückbilden. Denn während ursprünglich alle Lebercylinder unter einander durch Anastomosen zusammenhängen, ist dies beim Erwachsenen, wie Kölliker bemerkt, nicht mehr der Fall, mit Ausnahme der Leberpforte, wo sich die bekannten Gallenganggeflechte finden.

Der übrige Theil des Netzwerks liefert das secretorische Parenchym der Leberzellen. Der während der Entwicklung so deutlich hervortretende Character einer netzförmigen tubulösen Drüse ist auch am ausgebildeten Organ bei niederen Wirbelthieren, wie bei Amphibien und Reptilien, noch zu erkennen. Die Drüsenröhrchen, die gleich bei ihrer Entstehung hohl angelegt wurden, zeigen später ein ausserordentlich enges, nur durch künstliche Injection nachweisbares Lumen, welches auf Querschnitten von etwa 3 bis 5 Leberzellen umgeben wird. Durch ihre vielfältigen Anastomosen erzeugen sie ein ausserordentlich dichtes Netzwerk, dessen enge Zwischenräume von einem Netzwerk von Blutgefässcapillaren mit sehr geringfügigen Mengen von Bindesubstanz ausgefüllt werden.

Bei den höheren Wirbelthieren (Vögel, Säugethiere, Mensch) tritt später der tubulöse Drüsenbau sehr in den Hintergrund und gewinnt die Leber eine complicirte Structur, über welche in Lehrbüchern der Histologie das Nähere nachzulesen ist.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht ist auch hier Dreierlei nicht aus dem Auge zu verlieren; erstens sind die Gallengangcapillaren durch

Aushöhlung der primitiven Lebercylinder entstanden; zweitens werden sie nur von zwei Leberzellen, die sehr gross und schollenförmig werden, begrenzt, und drittens treiben sie Ausstülpungen zwischen und sogar in die Leberzellen selbst hinein. Hierdurch wird in der Anordnung der feinen Gallengangcapillaren und der Leberzellen eine grössere Complication herbeigeführt, welcher auch eine grössere Complication in der Vertheilung der Gefässcapillaren entspricht. Durch alles dieses wird die ursprünglich tubulöse Drüsenstructur im ausgebildeten Organ fast vollständig verwischt. — Bekanntlich ist beim Erwachsenen das Leberparenchym durch bindegewebige Scheidewände in kleine Läppchen (Acini oder Lobuli) abgetheilt. Am Anfang der Entwicklung ist von einer Lappenbildung nichts zu sehen, da alle Lebercylinder zu einem Netzwerk verbunden sind. Nähere Angaben über ihre Entstehung fehlen.

Jetzt noch einige Worte über den Bandapparat und über die Form- und Grössenverhältnisse, welche die Leber bis zur Geburt darbietet.

Der Bandapparat ist, wie schon im Eingang bemerkt wurde, in einem ventralen Darmgekröse (Vorleber) vorgebildet. Dasselbe wird, indem die beiden Leberschläuche vom Duodenum aus hineinwachsen und durch fortgesetzte Sprossung den rechten und linken Leberlappen erzeugen (Figuren 160, 161 und 164) in drei Abschnitte zerlegt, erstens

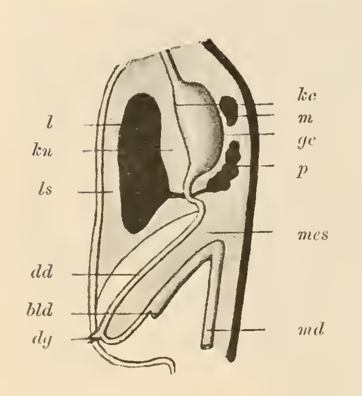


Fig. 164. Schema zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse von Leber, Magen, Duodenum, Pancreas und Milz und von dem dazu gehörigen Bandapparat. Die Organe sind auf einem Längsdurchschnitt zu sehen.

l Leber. *m* Milz. *p* Pancreas. *dd* Dünndarm. *dg* Dottergang. *bld* Blinddarm. *md* Mastdarm. *kc* kleine Curvatur. *gc* grosse Curvatur des Magens. *mes* Mesenterium. *kn* kleines Netz (Lig. hepato-gastricum und hepato-duodenale). *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.

in einen mittleren Theil, der für beide Leberlappen den Bauchfellüberzug liefert, zweitens in ein Band, das von der vorderen convexen Leberfläche in sagittaler Richtung zur Bauchwand bis zum Nabel geht und in seinem freien Rand die später obliterirende Nabelvene einschliesst. (Ligamentum suspensorium und teres hepatis) (Fig. 160 und 164 *ls*), drittens in ein Band, das von der entgegengesetzten concaven Leberfläche, der Pforte, sich zum Duodenum und der kleinen Magencurvatur begibt und den Ductus choledochus und die zur Leber führenden Gefässe enthält (Omentum minus, das in das Ligamentum hepato-gastricum und hepato-duodenale zerfällt). (Fig. 160 *lhd* u. 164 *kn.*)

Das kleine Netz oder Omentum minus verliert bald seine ursprünglich sagittale Stellung und dehnt sich zu einer dünnen, von links nach rechts ausgespannten Membran (Figur 143 *kn*) dadurch aus, dass der Magen die früher beschriebene Drehung erleidet und in die linke Bauchhälfte rückt, während sich die Leber mehr in die rechte Bauchhöhle hinein entwickelt. In Folge der Bildung der Leber und des kleinen Netzes erfährt der durch die Drehung des Magens entstandene grosse Netzbeutel noch einen Zuwachs, der als sein Vorraum (Atrium bursae omentalis) bezeichnet wird. Denn es gesellt sich zu

ihm noch der Theil der Leibeshöhle, der hinter Leber und kleinem Netz gelegen ist und der bekanntlich beim Erwachsenen nur noch einen engen, unter dem Ligamentum hepato-duodenale gelegenen Zugang (das Winslow'sche Loch) besitzt.

Ueber die Entwicklung des Kranzbandes der Leber siehe einen späteren Abschnitt, der vom Zwerchfell handelt.

Was die Form- und Grössenverhältnisse, welche die Leber bis zur Geburt darbietet, betrifft, so sind hier zwei Punkte beachtenswerth. Erstens gewinnt frühzeitig die Leber eine ganz ausserordentliche Grösse; zweitens entwickelt sie sich mit ihren beiden Lappen anfangs ganz symmetrisch. Im dritten Monat nimmt sie fast die ganze Leibeshöhle ein, reicht mit ihrem freien scharfen Rand, an welchem sich zwischen beiden Lappen ein tiefer Einschnitt bemerkbar macht, bis nahe zur Leistengegend herab und lässt hier nur eine kleine Strecke frei, in welcher bei Eröffnung der Leibeshöhle Dünndarmschlingen zu sehen sind. Sie ist ein sehr blutgefässreiches Organ, da ein grosser Theil des vom Mutterkuchen zum Herzen zurück strömenden Blutes durch sie hindurchgeht. Zu dieser Zeit beginnt, wenn auch in einem geringen Grade, die Abscheidung von Galle. Dieselbe nimmt in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft zu. In Folge dessen füllt sich der Darm nach und nach mit einer bräunlich-schwarzen Masse, dem Kindspech oder Meconium, an. Dasselbe ist ein Gemisch von Galle mit Schleim und abgelösten Epithelzellen des Darms, zu denen sich noch verschlucktes Amnionwasser mit Epidermisschüppchen und Hauthaaren hinzugesellt. Nach der Geburt ist das Kindspech im Dickdarm angehäuft, aus dem es dann bald nach aussen entleert wird.

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird das Wachsthum der beiden Leberlappen ein ungleichmässiges und bleibt der linke an Grösse hinter dem rechten mehr und mehr zurück. Vor der Geburt ragt die Leber mit ihrem unteren Rande noch eine Strecke weit über die Rippenknorpel fast bis zum Nabel nach abwärts. Nach der Geburt verliert sie rasch an Grösse und Gewicht in Folge des durch den Athmungsprocess veränderten Blutkreislaufs. Denn es fällt jetzt der Blutstrom weg, der sich während des embryonalen Lebens von der Nabelvene in die Leber abgezweigt hat. Zur Zeit des Körperwachsthums vergrössert sich auch die Leber noch weiter, aber weniger als der Körper im Ganzen genommen, so dass ihr relatives Gewicht eine stetige Abnahme erfährt.

2) Die Bauchspeicheldrüse. (Pancreas.)

Dieselbe entwickelt sich bei allen Wirbelthieren mit Ausnahme einiger weniger, denen sie fehlt (Knochenfische), als eine Ausstülpung an der dorsalen Seite des Duodenum meist dem Ursprung der Leber gegenüber. (Fig. 139, 140, 162 *p*.) Beim Hühnchen (Fig. 162) ist die erste Anlage am vierten Tage schon nachweisbar, beim Menschen tritt sie etwas später als der primitive Leberschlauch auf und ist von His bei Embryonen von 8 mm Länge als kleine Ausstülpung nachgewiesen worden. (Fig. 139, 140.) Der meist hohle Schlauch wächst in das dorsale Mesenterium (Fig. 160, 164 *p*) hinein, indem er nach Art einer acinösen Drüse hohle, sich verästelnde Seitensprosse abgibt.

In der sechsten Woche ist das Pancreas beim Menschen schon als eine längliche Drüse vorhanden (Fig. 141 *p*), welche mit ihrem dem Ursprung abgewandten Ende nach oben in das Mesogastrium hineingedrungen ist, und so mitten zwischen grosser Magencurvatur und der Wirbelsäule frei beweglich gelagert ist. In Folge dessen muss es die Lageveränderungen mit durchmachen, welche der Magen mit seinem Gekröse erfährt. Bei 6wöchentlichen Embryonen fällt seine Längsaxe noch nahezu mit der Längsaxe des Körpers zusammen. Dann erfährt es allmählich eine Drehung (Fig. 143), durch welche der Endtheil in die linke Körperhälfte rückt, bis schliesslich die Längsaxe des Organs in die Queraxe des Körpers wie beim Erwachsenen zu liegen kommt. Hier bettet sich der Kopf in die hufeisenförmige Windung des Duodenum ein, während das Schwanzende bis zur Milz und linken Niere reicht.

Da die Bauchspeicheldrüse sich in das Mesogastrium hinein entwickelt hat (Fig. 141, 143, 164), besitzt sie in der ersten Hälfte des Embryonallebens, wie Toldt gezeigt hat, ein Gekröse, an welchem sie die oben beschriebene Drehung durchmacht. Dasselbe geht aber schon vom fünften Monat an verloren. (Vergleiche Schema 144 *A* u. *B p.*) Denn sowie die Drüse ihre Querstellung eingenommen hat, legt sie sich der hinteren Rumpfwand fest an und verliert alsbald ihre freie Beweglichkeit, indem ihr Bauchfellüberzug und ihr Gekröse mit dem anliegenden Theil des Bauchfells fest verlöthet. (Fig. 144 *B gn* 4.) Auf diese Weise ist beim Menschen das Pancreas, welches sich als ein intraperitoneales Organ, gleich der Leber entwickelt hat, durch einen Verschmelzungsprocess der sich berührenden serösen Flächen zu einem sogenannten extraperitoneal gelegenen Organ geworden. Auch ist hierdurch der Ansatz des Mesogastriums von der Wirbelsäule weiter nach links verlegt worden.

Von dem Ausführungsgange der Bauchspeicheldrüse ist noch zu erwähnen, dass er während der Entwicklung an den Ductus choledochus immer näher heranrückt und schliesslich mit ihm gemeinsam in das Duodenum an dem Vater'schen Diverticulum einmündet.

Zusammenfassung.

A. Oeffnungen des Darmcanales.

1) Die ursprüngliche (vom Einstülpungsprocess des inneren Keimblattes herrührende) Oeffnung des Darmcanals, der Urmund, schliesst sich später, indem er von den Medullarwülsten umwachsen wird, und stellt vorübergehend eine offene Verbindung mit dem Nervenrohr her, den Canalis neurentericus.

2) Der Canalis neurentericus schwindet später gleichfalls durch Verwachsung seiner Wandungen.

3) Das Darmrohr erhält neue Oeffnungen nach aussen (Schlundspalten, Mund und After) dadurch, dass seine Wandungen an einzelnen Stellen mit der Rumpfwand verschmelzen, dass darauf die Verschmelzungsstellen sich verdünnen und einreissen.

4) Die Schlundspalten entstehen zu beiden Seiten der späteren Hals-

gegend des Rumpfes, meist 5 bis 6 Paar bei niederen Wirbelthieren, 4 Paar bei Vögeln, Säugethieren und beim Menschen. (Bildung äusserer und innerer Schlundfurchen; Einreissen der Verschlussplatte.)

5) Bei wasserbewohnenden Wirbelthieren dienen die Schlundspalten zur Kiemenathmung (Entwicklung von Kiemenblättchen durch Faltenbildung des Schleimhautüberzugs); bei Reptilien, Vögeln, Säugethieren schliessen sie sich wieder und verschwinden mit Ausnahme des oberen Theils der ersten Spalte, welche bei der Entwicklung des Gehörorgans eine Verwendung findet (äusseres Ohr, Paukenhöhle, Eustachi'sche Röhre).

6) Der Mund entwickelt sich am embryonalen Kopfende durch eine unpaare Einstülpung der Epidermis, welche der blind geschlossenen Kopfdarmhöhle als Mundbucht entgegenwächst, und durch Einreissen der beide Höhlen trennenden primitiven Rachenhaut. (Primitives Gaumensegel.)

7) Der After entsteht in ähnlicher Weise, wie der Mund, ventralwärts in einiger Entfernung von dem hinteren Körperende, so dass sich das Darmrohr noch über ihn hinaus eine Strecke weit caudalwärts fortsetzt.

8) Der sich vom After bis zum hinteren Körperende (Schwanztheil des Rumpfes) fortsetzende Darmcanal oder der postanale Abschnitt verkümmert später und verschwindet vollständig, so dass dann der After das Ende, wie der Mund den Anfang des Darms bezeichnet.

B. Sonderung des Darmrohrs und seines Gekröses in einzelne Abschnitte.

1) Der Darm ist ursprünglich ein vom Mund zum After gerade verlaufendes Rohr, an welchem etwa in seiner Mitte der Dottersack (Nabelbläschen) durch den Dottergang (Darmstiel) befestigt ist.

2) Der Darm ist erstens durch ein dünnes dorsales Gekröse (Mesenterium) mit der Wirbelsäule seiner ganzen Länge nach verbunden und hängt zweitens auch noch mit der vorderen Rumpfwand bis zur Nabelgegend durch ein vorderes Darmgekröse zusammen (Mesocardium anterius und posterius), vorderes Magen- und Duodenalgekröse (Vorleber).

3) In einiger Entfernung hinter den Schlundspalten entsteht durch eine spindelförmige Erweiterung des Darmrohrs der Magen, dessen dorsales Gekröse als Mesogastrium bezeichnet wird.

4) Der auf den Magen folgende Abschnitt wächst stärker als der Rumpf in die Länge und bildet daher in der Leibeshöhle eine Schleife mit einem oberen absteigenden engeren Schenkel, der zum Dünndarm wird, und einem unteren aufsteigenden, weiteren Schenkel, der den Dickdarm liefert.

5) Der Magen nimmt Sackform an und dreht sich so, dass seine Längsaxe mit der Queraxe des Rumpfes zusammenfällt und dass die ursprünglich nach hinten gelegene Ansatzlinie des Mesogastrium oder seine grosse Curvatur nach unten oder caudalwärts zu liegen kommt.

6) Die Darmschleife erfährt eine Drehung in der Weise, dass sich ihr unterer und aufsteigender Schenkel (Dickdarmtheil) über den oberen und absteigenden Schenkel (Dünndarmtheil) von links nach rechts herüberlegt und ihn nahe an seinem Ursprung aus dem Magen kreuzt.

7) Aus der Drehung der Darmschleife erklärt sich, warum beim Erwachsenen das Duodenum beim Uebergang in das Jejunum unter dem Colon transversum und seinem Mesocolon hindurchtritt. (Kreuzender und gekreuzter Darmtheil.)

8) Der untere Schenkel der Schleife nimmt während und nach der Drehung und Kreuzung mit dem oberen Schenkel die Form eines Hufeisens an und lässt dann Blinddarm, Colon ascendens, C. transversum und C. descendens unterscheiden.

9) In dem vom Hufeisen begrenzten Raum faltet sich der obere Schleifenschenkel zu den Dünndarmschlingen ein.

10) Das ursprünglich dem ganzen Darmrohr gemeinsame und gleichartige Gekröse sondert sich in verschiedene Abschnitte, indem es sich den Faltenbildungen und Verlagerungen des Darmrohrs anpasst, in die Länge ausgezogen wird, hie und da mit dem Bauchfell der Leibeshöhle Verwachsungen eingeht, durch welche es theils neue Ursprungspunkte gewinnt, theils streckenweise vollständig schwindet, wodurch einzelne Darmstücke ihres Gekröses beraubt werden.

11) Mit der Bauchwand verwächst das Gekröse vom Duodenum, zum Theil auch vom Colon ascendens und descendens (extraperitoneal gelegene Darmtheile).

12) Eine neue, von links nach rechts verlaufende Ursprungslinie gewinnt das Gekröse des Colon transversum und sondert sich als Mesocolon von dem gemeinsamen Darmgekröse ab.

13) Das Mesogastrium des Magens folgt den Drehungen desselben und wird zum grossen Netzbeutel umgestaltet, der von der grossen Magencurvatur über alle Eingeweide herüberwächst.

14) Am Netzbeutel finden Verwachsungen mit angrenzenden serösen Membranen statt: 1) an der hinteren Rumpfwand, in Folge dessen die Ursprungslinie von der Wirbelsäule mehr auf die linke Körperhälfte verlegt wird, 2) mit dem Mesocolon und Colon transversum, 3) an dem über die Gedärme gewucherten Theil des Beutels, dessen vordere und hintere Wand sich fest zusammenlegen und zu einer Netzplatte verschmelzen.

C. Entwicklung besonderer Organe aus den Wandungen des Darmrohrs.

1) Die Oberfläche des Darmrohrs vergrössert sich durch Falten und Zotten nach innen und durch drüsige Ausstülpungen nach aussen.

2) Als Organe der Mundhöhle entwickeln sich die Zunge, die Speicheldrüsen und die Zähne.

3) Die Zähne, welche bei den höheren Wirbelthieren nur den Eingang in die Mundöffnung begrenzen, finden sich bei niederen Wirbelthieren (Selachiern etc.) über die ganze Mund- und Schlundhöhle und sogar als Hautzähne über die gesammte Oberfläche des Körpers verbreitet.

4) Die Hautzähne sind in eigenartiger Weise verknöcherte Hautpapillen, an deren Entwicklung sich sowohl die oberflächlichste Schicht der Lederhaut, als auch die sie überziehende tiefste Zellenlage der Oberhaut betheiligt.

a) Die Lederhaut liefert die zellenreiche Zahnpapille, welche auf ihrer Oberfläche, an der sich eine Lage von Odontoblasten bildet, das Zahnbein abscheidet.

b) Die Oberhaut liefert eine Schicht hoher Cylinderzellen, die Schmelzmembran, welche die Zahnbeinkappe mit einer dünnen Schmelzlage überzieht.

c) Die Basis der Zahnbeinkappe erhält eine bessere Befestigung in der Lederhaut, indem diese in der Umgebung verknöchert und das Cement liefert.

5) An den Kieferrändern senkt sich die zahnbildende Schleimhautstrecke in die Tiefe; es entwickelt sich zuerst durch Wucherung des Epithels eine Zahnleiste, an der die Kieferzähne in derselben Weise entstehen, wie die Hautzähne an der Oberfläche des Körpers.

6) Die Entwicklung eines Zahnes erfolgt an der Leiste in der Weise, dass das Epithel an einer Stelle stärker wuchert, und dass in den gewucherten Theil oder in das Schmelzorgan eine Papille vom bindegewebigen Theil der Schleimhaut hineinwächst. Die Zahnpapille scheidet das Zahnbein, das Schmelzorgan aber unter Entwicklung einer Schmelzmembran den Schmelz ab; zuletzt verknöchert das bindegewebige Zahnsäckchen und liefert das Cement.

7) Hinter den Milchzähnen bilden sich die Anlagen von Ersatzzähnen bei den Säugethieren und beim Menschen frühzeitig am Grunde der Zahnleiste aus.

8) Aus dem Epithel des Schlunddarms entwickeln sich Thymus, Schilddrüse, Nebenschilddrüsen und Lungen.

9) Die Thymus entsteht durch Verdickung und eigenthümliche Umbildung des Epithels von mehreren Paaren (Selachier, Teleostier, Amphibien, Reptilien) oder nur von einem Paar Schlundspalten.

a) Bei Selachiern und Teleostiern wuchert das Epithel an den dorsalen Enden aller Schlundspalten und wird von Bindegewebe mit Gefässen durchwachsen.

b) Bei den Säugethieren und beim Menschen bildet sich aus dem dritten Schlundspaltenpaar ein Paar epithelialer Thymusschläuche, die seitliche Knospen treiben und sich in eigenthümlicher Weise histologisch umwandeln.

c) Beim Menschen verbinden sich die beiden Thymusschläuche in der Medianebene zu einem unpaaren Körper, der in den ersten Jahren nach der Geburt sich zurückzubilden beginnt.

10) Die Schilddrüse ist ein unpaares Organ, entstanden in der Gegend des Zungenbeinkörpers durch eine entweder hohle oder solide Ausstülpung des Epithels am Boden der Rachenhöhle.

a) Der Epithelzapfen löst sich von seinem Mutterboden ab und treibt seitliche Zapfen.

b) Die Epithelstränge werden auf einem späteren Stadium in kleine Epithelkugeln oder Follikel zerlegt, die in ihrem Innern Colloidmasse ausscheiden und zu allseitig geschlossenen, von blutgefässreichen Bindegewebskapseln eingehüllten Drüsenbläschen werden.

11) Die Nebenschilddrüsen sind paarig und stammen von Ausstülpungen des Epithels der letzten Schlundspalte ab, welche ähnliche Umwandlungen wie die unpaare Schilddrüse eingehen.

12) Die Nebenschilddrüsen erhalten sich bei den meisten Wirbelthieren von der unpaaren Schilddrüse durch einen grösseren (Reptilien) oder kleineren Zwischenraum (Vögel) getrennt, während sie bei den Säugethieren mit ihr zu verschmelzen und einen Körper zu bilden scheinen (?).

13) Die Lunge entwickelt sich hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage aus dem Boden des Schlunddarms.

a) Eine rinnenförmige Ausbuchtung, die sich bis auf ihr vorderes Ende, den Kehlkopfeingang, vom Schlunddarm abschnürt, wird zu Kehlkopf und Luftröhre.

b) Vom hinteren Ende der Rinne wachsen zwei Schläuche hervor, die sich an ihrem Ende blasenförmig ausweiten und die Anlagen des linken und rechten Bronchus mit dem linken und rechten Lungenflügel sind.

c) Frühzeitig bildet sich zwischen rechter und linker Lunge die Asymmetrie ihrer Lappen aus, indem der rechte Schlauch sich mit drei bläschenartigen Seitenknospen, den Anlagen der drei Lappen, bedeckt, während der linke Schlauch nur zwei Knospen treibt.

d) Die weitere Entwicklung der Lungen lässt zwei Stadien unterscheiden, von denen das erste eine grosse Uebereinstimmung mit der Entwicklung einer acinösen Drüse zeigt. Im ersten Stadium vermehren sich die primitiven Lungenbläschen durch Einschnürung und sondern sich dabei in einen engeren zuführenden Theil, die Bronchialröhre, und einen weiteren blasenartigen Endabschnitt. Im zweiten Stadium bilden sich die Luftzellen oder Lungenalveolen.

14) Am eigentlichen Darmcanal, und zwar am Duodenum legen sich nur zwei grössere Drüsen, Leber und Pancreas, an.

15) Die Leber entwickelt sich als eine netzförmig verzweigte tubulöse Drüse.

a) Aus dem Duodenum wachsen zwei Leberschläuche in das ventrale Darmgekröse (Vorleber) hinein, die Anlagen des linken und rechten Leberlappens.

b) Die Schläuche treiben hohle oder solide Seitenäste, die Lebercylinder, die sich zu einem Netzwerk verbinden und theils zu den Gallengängen, theils zu dem secretorischen Leberparenchym mit den Gallencapillaren werden.

c) Der Ductus choledochus entsteht durch Ausbuchtung der die beiden Leberschläuche aufnehmenden Wand des Duodenum und treibt an einer Stelle eine Ausstülpung, die zur Gallenblase und zum Ductus cysticus wird.

16) Von dem ventralen Darmgekröse, in welches die Leberschläuche hineinwachsen, leitet sich der seröse Ueberzug und ein Theil des Bandapparates der Leber her, nämlich das kleine Netz (Ligamentum hepatogastricum und hepato-duodenale) und das Ligamentum suspensorium hepatis.

17) Die Bauchspeicheldrüse legt sich nach Art einer acinösen Drüse an und wächst vom Duodenum in das dorsale Darmgekröse und in das Mesogastrium hinein.

18) Das Mesenterium, welches ursprünglich die Bauchspeicheldrüse besitzt, geht später verloren, indem es mit der hinteren Rumpfwand verschmilzt, wobei in Folge der Drehung des Magens die Längsaxe der Drüse in die Queraxe des Körpers zu liegen kommt.

Literatur.

Afanassiew. *Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Thymus und der Winterschlafdrüse der Säugethiere. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XIV.* 1877.

Van Bemmelen. *Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zoologischer Anzeiger Nr.* 231. 232. 1886.

Derselbe. Die Halsgegend der Reptilien. Zoologischer Anzeiger. Jahrg. X. Nr. 244. 1887.

G. Born. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XXII.*

J. C. Chievitz. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Speicheldrüsen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1885.

Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. VI.* 1886.

Derselbe. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Nr. 12. *Thyreoidea u. Hypobranchialrinne etc. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII.* 1887.

Dubois. *Zur Morphologie des Larynx. Anatomischer Anzeiger.* 1. *Jahrg.* 7 *u.* 9. 1886.

Fischelis. *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Gl. thyreoidea u. Gl. thymus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXV.*

Fol. *Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morpholog. Jahrbuch. Bd. I.*

Franklin Mall. *Entwicklung der Branchialbogen u. Spalten des Hühnchens. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth.* 1887.

Gasser. *Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. Jahrg.* 1880.

Götte. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen* 1867.

Hannover. *Ueber die Entwicklung und den Bau des Säugethierzahns. Nova acta academ. Caes. Leop. Natur. curiosorum. Breslau und Bonn.* 1856. *Band* 25. *Abtheil.* 2.

Oscar Hertwig. *Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII.* 1874.

Derselbe. Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XI Supplement 1874.

H. Kadyi. *Ueber accessorische Schilddrüsenläppchen in der Zungenbeingegend. (Gland. praehyoides et suprahyoides). Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat Abtheil.* 1879.

Wilhelm His. *Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere u. des Menschen. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth.* 1881.

Derselbe. Ueber den Sinus praecervicalis und über die Thymusanlage. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1886.

Derselbe. Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1887.

Kastschenko. *Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXX.*

Kölliker. *Die Entwicklung des Zahnsäckchens der Wiederkäuer. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. XII.* 1863.

J. Kollmann. *Entwicklung der Milch- u. Ersatzzähne beim Menschen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. XX.* 1870.

C. Kupffer. *Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. Sitzungsber. d. Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München.* 1887.

Maurer. *Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphologisches Jahrbuch Band XI.*

Merten. *Historisches über die Entdeckung der Glandula suprahyoidea. Archiv für Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1879.

Pierre de Meuron. *Recherches sur le développement du Thymus et de la Glande Thyroide. Dissertation. Genève.* 1886.

Johannes Müller. *Ueber den Ursprung der Netze und ihr Verhältniss zum Peritonealsacke beim Menschen, aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen Archiv f. Anatomie u. Physiologie.* 1830.

W. Müller. *Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.* 1871.

Derselbe. Die Hypobranchialrinne der Tunicaten. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII. 1872.

R. Owen. *Odontography. London* 1840—1845.

Karl Rabl. *Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anzeiger. Jahrg. II. No.* 8. 1887.

Derselbe. Zur Bildungsgeschichte des Halses. Prager medicinische Wochenschrift. 1886. *No.* 52 *u.* 1887. *Nr.* 1.

Robin et Magitot. *Journal de la physiologie. Tome III u. IV.* 1860. 1861.
Seessel. *Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Jahrgang* 1877.
Graf Spee. *Ueber die ersten Vorgänge der Ablagerung des Zahnschmelzes. Anatomischer Anzeiger. II. Jahrg. Nr.* 4. 1887.
Stieda. *Einiges über Bau und Entwicklung der Säugethierlungen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXX. Suppl.*
Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, Glandula thyreoidea und Glandula carotica. Leipzig. 1881.
H. Strahl. *Zur Bildung der Cloake des Kaninchenembryo. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abth.* 1886.
Toldt *u.* **Zuckerkandl.** *Ueber die Form- und Texturveränderungen der menschlichen Leber während des Wachsthums. Wiener Sitzungsberichte. Math.-Naturw. Abtheil. Bd.* 72. *Jahrgang* 1875.
C. Toldt. *Bau- und Wachsthumsveränderungen der Gekröse des menschl. Darmkanales. Denkschriften der Math.-Naturw. Klasse der kais. Akad. d. Wissenschaften zu Wien.* 1879.
Derselbe. Die Entwicklung und Ausbildung der Drüsen des Magens. Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wissensch. III. Abth. Bd. LXXXII. 1880.
Charles Tomes. *Manual of dental anatomy human and comparative. Uebersetzt von Holländer. Berlin* 1877.
N. Uskow. *Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Leber u. der Lungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd.* 22. 1883.
Waldeyer. *Bau und Entwicklung der Zähne. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig* 1871.
Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. Danzig 1864.
Anton Wölfler. *Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. Berlin* 1880.
Caspar Friedr. Wolff. *Ueber die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen. Uebersetzt von Fr. Meckel. Halle* 1812.

FÜNFZEHNTES CAPITEL.

Die Organe des mittleren Keimblattes.

Willkürliche Muskulatur, Harn- und Geschlechtsorgane.

Zu den Bildungsproducten des Darmdrüsenblattes stehen die Organe, welche aus dem mittleren Keimblatt ihren Ursprung nehmen, in den nächsten genetischen Beziehungen. Denn wie schon im ersten Theil hervorgehoben wurde, entwickelt sich das mittlere Keimblatt durch einen Ausstülpungsprocess des inneren Keimblattes und ist daher gleich diesem eine Epithelmembran, die zur Begrenzung eines Hohlraumes dient. Ist es bei dieser Sachlage etwas Auffälliges, wenn man aus ihm ebenfalls Organe entstehen sieht, welche drüsiger Natur sind und welche vermittelst echter epithelialer Drüsenzellen Excrete liefern?

In früheren Zeiten hat man an dieser Erscheinung grossen Anstoss genommen, weil man seit Remak das mittlere Keimblatt als ein nicht epitheliales Gebilde in einen Gegensatz zu den übrigen Keimblättern zu bringen bemüht war. Auch hat es nicht an Versuchen gefehlt, diesen vermeintlichen Widerspruch zu beseitigen, indem man bald in dieser, bald in jener Weise die in Frage stehenden drüsigen Organe vom äusseren Keimblatt ableitete. Mit der Annahme der Cölomtheorie sind die theoretischen Bedenken, dass das mittlere Keimblatt Drüsen liefern solle, gegenstandslos geworden.

Aus dem mittleren Keimblatt, oder anders ausgedrückt: aus der epithelialen Wand der embryonalen Leibessäcke entwickeln sich drei sehr verschiedenartige Producte: erstens die gesammte willkürliche Muskulatur, zweitens die Harn- und Geschlechtsorgane, drittens die Epithel- oder Endothelüberzüge der grossen serösen Höhlen des Körpers.

1. Die Entwicklung der willkürlichen Muskulatur.

Die gesammte, quergestreifte, willkürliche Muskulatur stammt, abgesehen von einem Theil der Muskeln des Kopfes, von denjenigen Theilen des mittleren Keimblattes ab, welche sich als Ursegmente abgesondert und mit ihrem Auftreten die erste primitive und wichtigste Segmentirung des Wirbelthierleibes bewirkt haben. Die Segmentirung betrifft, wie schon früher hervorgehoben wurde, sowohl den Rumpf als auch den Kopf, so dass Rumpf- und Kopfsegmente unterschieden werden

müssen. Da letztere sich in mehrfacher Hinsicht in ihrer Entstehung und Umbildung vor ersteren auszeichnen, ist eine getrennte Darstellung beider am Platze. Ich beginne mit der Umbildungsgeschichte der Ursegmente des Rumpfes und bespreche dieselben zuerst bei dem Amphioxus und den Cyclostomen, welche uns die einfachsten und am leichtesten zu deutenden Befunde liefern, darauf bei den Amphibien, und schliesslich bei den höheren Wirbelthieren.

A. Ursegmente des Rumpfes.

Beim Amphioxus sind die Ursegmente (Fig. 85 *ush*) mit einem grösseren Hohlraum versehene Säckchen, deren Wand aus einer einfachen Lage von Epithelzellen besteht. Letztere entwickeln sich in einer doppelten Weise weiter, deren genauere Kenntniss wir den Untersuchungen von Hatschek verdanken. Nur die an die Chorda (*ch*) und das Nervenrohr (*n*) angrenzenden Zellen (Fig. 165) sind bestimmt, Muskelfasern zu bilden; sie vergrössern sich bedeutend, springen weit in die Ursegmenthöhle vor und nehmen die Form von Platten an, die parallel neben einander liegen und mit einer Kante, die ich als ihre Basis bezeichnen will, senkrecht auf die Oberfläche der Chorda und parallel zur Längsaxe des Körpers gestellt sind. Sehr frühzeitig (auf dem Stadium mit 10 Ursegmenten) beginnen die Zellplatten an ihrer Basis feine, quergestreifte Muskelfibrillen auszuscheiden, mit welchen die Embryonen schon schwache Zuckungen ausführen können. Indem nun immer neue Fibrillen zu den an der Chordaoberfläche gebildeten hinzugefügt werden, und indem die Abscheidung jetzt auch an beiden Flächen der sich berührenden Zellplatten geschieht, entstehen die für die Muskulatur des Amphioxus characteristischen quergestreiften Muskelblätter. Diese sind beim Embryo wie die Blätter eines Buches links und rechts an der Chorda angeheftet. Je mehr Fibrillen ausgeschieden werden, um so mehr nimmt zwischen ihnen das Protoplasma der Bildungszellen an Menge ab und wird der Kern mit einem Rest von Protoplasma nach dem der Ursegmenthöhle zugekehrten Zellenende hingedrängt.



Fig. 165. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxusembryo mit 11 Ursegmenten nach Hatschek.

ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk¹*, *mk²* parietale, viscerale Lamelle des mittleren Keimblatts, *us* Ursegment, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, *dh* Darmhöhle.

Die übrigen Zellen der Ursegmente werden zu einem flachen Plattenepithel umgewandelt, welches jetzt und auch später an der Muskelbildung nicht Theil nimmt.

In der Umgebung der Chorda entstanden, breitet sich bei älteren Thieren die Muskelschicht sowohl dorsal als ventral aus und liefert so die gesammte mächtige Rumpfmuskulatur, die gleich den zelligen Ursegmenten, von denen sie abstammt, in hintereinander gelegene Abschnitte (die Myomeren) getrennt ist. Auch werden jetzt die Muskelsegmente durch bindegewebige Scheidewände, die sogenannten Zwischenmuskelbänder, die sich als Producte des Zwischenblatts entwickelt

haben und sich von der Chorda quer durch den Rumpf zur äusseren Haut erstrecken, gegen einander abgegrenzt.

Mit Amphioxus stimmen im Allgemeinen die Cyclostomen (Fig. 166) in ihrer Muskelentwicklung überein. Wie dort, hat man auch hier zwischen einer inneren, an Chorda (*Ch*) und Nervenrohr (*N*) angrenzenden muskelbildenden (*mf*) und einer äusseren, nach der Epidermis zu gelegenen, indifferenten Epithelschicht (*ae*) zu unterscheiden. Letztere (*ae*) besteht aus niedrigen und flachen Zellen, erstere aus sehr hohen und langgestreckten Platten (*mk*), die wie beim Amphioxus senkrecht zur Oberfläche von Chorda und Nervenrohr gestellt sind. Da die Ursegmente bei Petromyzon der Höhlungen entbehren, liegen beide Epithelschichten unmittelbar auf einander und gehen dorsal- und ventralwärts durch Uebergangszellen (*WZ*) in einander über, in ähnlicher Weise wie an der Linsenanlage das Linsenepithel in die Linsenfasern. Es werden nun die Muskelfibrillen (*mf*) von den Zellplatten auf ihren beiden Breitseiten ausgeschieden. Dadurch entstehen senkrecht zur Chorda gestellte Muskelblätter. Dieselben setzen sich aus zwei Lagen parallel verlaufender feinster Fibrillen zusammen, welche durch einen zarten Streifen von Kittsubstanz von einander getrennt sind, und von welchen die eine Lage dieser, die andere Lage jener Bildungszelle ihr Dasein verdankt.

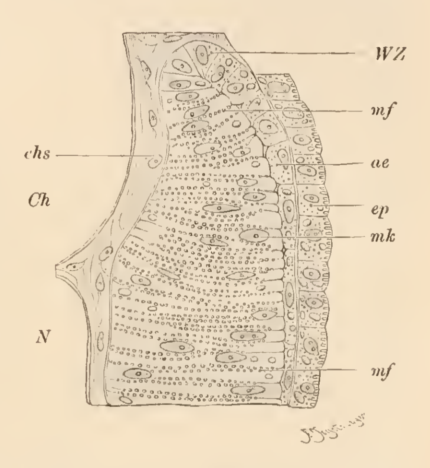


Fig. 166. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 14 Tage alten Larve von Petromyzon Planeri. 500 mal vergr.

N und *Ch* der an das Rückenmark und die Chorda angrenzende Theil des Querschnitts; *chs* skeletbildende Chordascheide; *ep* Epidermis; *ae* äussere Epithelschicht des Ursegmentes; *mk* Muskelzellenkerne; *mf* Muskelfibrillen im Querschnitt; *WZ* Wachsthumszone, Uebergang der äusseren Zellenschicht in die muskelbildende Schicht des Ursegments.

Bei älteren Larven dehnen sich die Ursegmente nach oben und nach unten aus, wobei fortwährend eine Neubildung von Muskelblättern von den oben erwähnten Zellen (*WZ*) aus stattfindet. Die oberen und unteren Ränder der Ursegmente bilden demnach eine Wucherungszone, durch deren Vermittelung die Rumpfmuskulatur immer weiter dorsal- und ventralwärts wächst.

Auf einer weiteren Phase der Entwicklung, bei 6 Wochen alten Larven (Fig. 167) wandeln sich die Muskelblätter in die Muskelkästchen (*k*) um, wie Schneider die eigenthümlichen definitiven Structurelemente der Cyclostomen benannt hat. Die einander zugekehrten Fibrillenlagen zweier Blätter, welche von einer Zellplatte an ihren zwei Seiten ausgeschieden worden sind, verbinden sich mit ihren Rändern, so

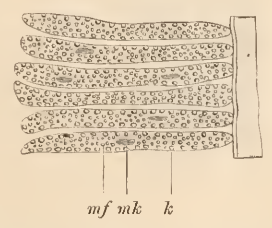


Fig. 167. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 6 Wochen alten Larve von Petromyzon Planeri. 500 mal vergr.

k Muskelkästchen; *mk* Muskelkerne; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen.

dass jetzt jede Bildungszelle von den ihr zugehörigen Fibrillen wie von einem Mantel rings umschlossen wird.

Schliesslich greifen noch drei Veränderungen an den Muskelkästchen Platz. Die homogene Stützsubstanz, welche auf dem ersten Stadium nur als feine Linie zwischen den 2 Fibrillenlagen eines Muskelblattes angedeutet war, nimmt zu und liefert die Scheidewände, durch welche die einzelnen Muskelkästchen von einander getrennt werden, und in welchen später auch einzelne Bindesubstanzzellen und Blutgefässe anzutreffen sind. Zweitens wird die protoplasmatische Grundsubstanz der Bildungszellen fast vollständig aufgebraucht durch fortgesetzte Abscheidung zahlreicher feiner Fibrillen, welche schliesslich das ganze Innere des Kästchens ausfüllen. Unter den Fibrillen kann man jetzt zwei verschiedene Arten unterscheiden, central gelegene und solche, welche den Scheidewänden fest anhaften. Drittens sind zwischen den Fibrillen zerstreute, zahlreiche, kleine Kerne aufzufinden, welche wahrscheinlich von dem ursprünglich einfachen Kern der Bildungszelle durch häufig wiederholte Theilung abstammen.

In einer etwas andern Weise als bei dem Amphioxus und den Cyclostomen erfolgt bei den übrigen Wirbelthieren die Entwicklung der Muskelsegmente, zu deren Studium wohl die geschwänzten Amphibien die lehrreichsten Objecte liefern. Bei Triton (Fig. 88 u. 87 *ush*) enthalten die Ursegmente einen ansehnlichen Hohlraum, der ringsum von grossen cylindrischen Epithelzellen umgrenzt wird. An etwas älteren Embryonen gehen in dem Theil des Epithels, welcher dem Nervenrohr und der Chorda anliegt und somit der oben besprochenen muskelbildenden Schicht des Amphioxus und der Cyclostomen entspricht, lebhafte Zellvermehrungen vor sich, durch welche der Hohlraum eines Ursegmentes ganz ausgefüllt wird. Hierbei verlieren die Zellen ihre ursprüngliche Anordnung und Form; sie verwandeln sich in longitudinal verlaufende Cylinder, welche die Länge eines Ursegmentes einnehmen und zu beiden Seiten des Rückenmarks und der Chorda und parallel zu ihnen neben und über einander gelagert sind (Fig. 168). Jeder Cylinder, der anfangs nur einen einzigen Kern (*mk*) aufweist, umgibt sich mit einem

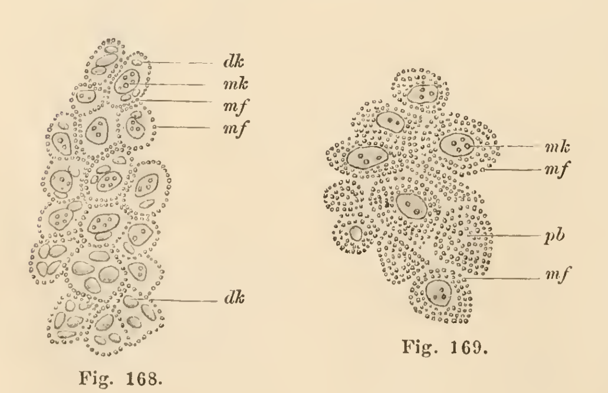


Fig. 168. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 5 Tage alten Larve von Triton taeniatus. 500 mal vergrössert.
mk Muskelkerne; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen; *dk* Dotterkörner.

Fig. 169. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 10 Tage alten Larve von Triton taeniatus. 500-mal vergrössert.
pb Muskelprimitivbündel; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen; *mk* Muskelkerne.

Mantel feinster quergestreifter Fibrillen (*mf*); er ist jetzt einem Muskelkästchen der Cyclostomen (Fig. 167) zu vergleichen. Auch spielt sich hier wie dort eine Reihe ähnlicher Veränderungen weiter ab. An älteren

Larven werden immer mehr Fibrillen (Fig. 169) ausgeschieden, welche allmählich den Binnenraum des Cylinders ausfüllen. Nur in der Axe desselben bleiben Stellen frei, in welche die kleinen Kerne (*mk*) zu liegen kommen, die durch Theilung des einfachen Mutterkerns entstanden, an Zahl bedeutend zunehmen. Ferner dringt jetzt zwischen die Muskelfasern oder die Primitivbündel (*pb*), wie später die fertigen Elemente heissen, Bindesubstanz mit Blutgefässen hinein, welche wie bei den Cyclostomen von dem Mesenchym der Umgebung geliefert wird.

Wenn man die hier vorgetragenen, beim Studium niederer Wirbelthiere gewonnenen Thatsachen von einem allgemeinen Gesichtspunkt aus betrachtet, so erhält man zwei für die Entstehung der Muskulatur wichtige Sätze:

1) Bei den Wirbelthieren entwickeln sich die Elemente der Rumpfmuskulatur aus Epithelzellen, die von einem begrenzten zu den Ursegmenten sich abschnürenden Bezirk des Epithels der Leibeshöhle abstammen.

2) Die epithelialen Producte werden in ähnlicher Weise, wie die aus dem Epithel hervorsprossenden Drüsengänge und Drüsenbläschen, von Bindegewebe, das sich aus einer anderen Quelle, dem Mesenchym, herleitet, umwachsen und allseitig eingehüllt.

Zu einem noch tieferen Verständniss obiger Sätze führt ein Hinweis auf die Beschaffenheit und die Entwicklung der Muskulatur in einigen Classen wirbelloser Thiere. Bei den meisten Cölenteraten sind die Muskelelemente nicht allein während ihrer Entwicklung, sondern auch beim ausgebildeten Thiere Bestandtheile des Epithels, so dass für sie die Bezeichnung Epithelmuskelzellen passt. Das Characteristische derselben besteht darin, dass sie einfache, bald cubische, bald cylindrische, bald fadenförmige Epithelzellen sind, welche mit ihrem einen Ende gewöhnlich die Oberfläche des Epithels erreichen und hier mit Flimmerhaaren versehen sind, während sie mit ihrem anderen basalen Ende der Stützlamelle des Körpers aufliegen und an ihr eine oder mehrere entweder glatte oder quergestreifte Muskelfibrillen ausgeschieden haben. Indem die Fibrillen zahlreicher Zellen parallel und dicht neben einander liegen, entstehen Muskellamellen, durch deren Thätigkeit die Formveränderungen des Körpers hervorgerufen werden. Sowohl das äussere als das innere Keimblatt kann bei den Cölenteraten Muskelzellen entwickeln.

Wenn man sich dem Stamm der Würmer zuwendet, so sieht man in solchen Abtheilungen, in denen sich durch Einfaltung des inneren Keimblatts eine Leibeshöhle (ein Enterocöl) anlegt, dass die parietale Wand derselben oder die parietale Lamelle des mittleren Keimblatts die Erzeugung der Rumpfmuskulatur ausschliesslich übernommen hat. Auch hier scheiden die Epithelzellen, zum Beispiel bei den Chätognathen etc., an ihrem basalen, der Körperoberfläche zugekehrten Ende eine Lamelle von Muskelfibrillen aus, während sie mit dem anderen Ende die Leibeshöhle begrenzen. So wird von den niederen zu den höheren Thieren die Fähigkeit der Muskelbildung mit der fortschreitenden Differenzirung des Körpers immer mehr auf einen engeren, besonderen Bezirk der gesammten Epithelbekleidung des Körpers eingeschränkt.

Am weitesten ist dieser Process bei den Wirbelthieren gediehen, da

bei ihnen die Rumpfmuskulatur nicht mehr von der ganzen parietalen Lamelle des mittleren Keimblattes, sondern nur von einem kleinen abgeschnürten Theil derselben, den Ursegmenten, geliefert wird. In Folge dessen breitet sich bei den Wirbelthieren die Muskulatur von einem kleinen Ursprungsgebiet aus, vertheilt sich zuerst im Rumpf und wächst von diesem aus auch in die Extremitäten hinein.

Bei den Wirbelthieren lernten wir zwei verschiedene Formen der willkürlichen Muskulatur, das Muskelblatt und das daraus ableitbare Muskelkästchen und das Muskelprimitivbündel kennen. Seitenstücke hierfür lassen sich bei Wirbellosen und zwar sowohl bei den Cölenteraten als auch bei den Würmern auffinden. Bei den Cölenteraten sind beide Formen von der primitiven glatt ausgebreiteten Muskellamelle durch Faltenbildung abzuleiten und in derselben Weise zu erklären, wie die Faltenbildung, welche an epithelialen Lamellen eine so grosse Rolle bei der Entstehung der verschiedenartigsten Organe spielt. Wenn einzelne Strecken einer Muskellamelle eine erhöhte Arbeitsleistung ausführen sollen, so kann dies nur durch eine Vermehrung der parallel neben einander gelagerten Fibrillen geschehen. Eine grössere Fibrillenzahl kann aber in einem umgrenzten Bezirk nur in einer zweifachen Weise untergebracht werden, entweder so, dass sie in mehreren Schichten über einander zu liegen kommen, oder so, dass, wenn die einfachere Lagerung neben einander beibehalten wird, die Muskellamelle sich einfaltet. Die Einfaltung zeigt zwei Modificationen. Bald kommen parallel neben einander angeordnete, auf die Mutterlamelle senkrecht gestellte Tochterlamellen zu Stande. Bald lösen sich die eingefalteten Lamellen vom Mutterboden ganz ab und werden zu Muskelcylindern, die sich in das unterliegende Stützgewebe einbetten.

Bei der vorgetragenen Auffassung von der Entstehung der quergestreiften Muskelfaser der Wirbelthiere muss es als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, dass auch später eine Vermehrung derselben durch Einschnürung und Zerfall in zwei Stücke stattfinden wird, wie es zuerst von Weismann behauptet worden ist.

Während bei Amphioxus, den Cyclostomen und Amphibien die Ursegmente nur zur Muskelbildung verwandt zu werden scheinen, wird für die übrigen Wirbelthiere seit Remak gelehrt, dass sie die Anlagen für zwei wichtige Organsysteme, für die Muskulatur und für die Wirbelsäule, abgeben. Indem ich dahingestellt sein lasse, ob das letztere wirklich der Fall ist, was von einigen Seiten angezweifelt wird, beschränke ich mich auf eine kurze Darstellung der Angaben, welche über die Entwicklung der Wirbelsäule aus den Ursegmenten bei Elasmobranchiern und bei Vögeln vorliegen. Hier vergleiche man auch die Capitel, welche über die Mesenchymtheorie (Seite 130) und über die Wirbelsäule handeln.

Bei den Elasmobranchiern besteht die Wand des Ursegments, welche eine spaltförmige Höhle einschliesst, aus cylindrischen Zellen; dann macht sich in ähnlicher Weise wie bei den früher beschriebenen Wirbelthieren ein Unterschied zwischen der inneren, an Chorda und Nervenrohr angrenzenden Wand und der äusseren Wand bemerkbar (Fig. 170). In ersterer wuchern die Zellen und sondern sich in zwei Schichten *mp'* und *vr*. Die eine Schicht grenzt an die Urwirbelhöhle an und setzt sich aus mehrfach über einander liegenden spindeligen, längsgerichteten Zellen zusammen, die Muskelfibrillen abscheiden. Die andere Schicht (*vr*) lagert zwischen der Muskelplatte und der Chorda (*ch*) und bildet die Anlage

der Wirbelkörper. Anfangs bleibt die äussere Wand des Ursegments noch unverändert (Fig. 170 *mp* und Fig. 161 *mp*), und tragen ihre Zellen

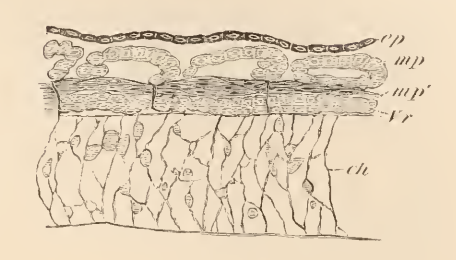


Fig. 170. Horizontaler Längsschnitt durch den Rumpf eines Embryo von Scyllium, nach Balfour.

Der Schnitt ist in der Höhe der Chorda geführt und zeigt die Sonderung der Zellen, welche die Wirbelkörper bilden, von den Muskelplatten.

ch Chorda; *ep* Epidermis; *Vr* Anlage der Wirbelkörper; *mp* äussere Zellenschicht des Ursegments, *mp'* ein Abschnitt des Ursegments, der sich bereits zu Längsmuskeln differenzirt hat (Muskelplatte).

wie bei den Cyclostomen in der Gegend, wo der Uebergang in die bereits gebildete Muskelplatte stattfindet (Fig. 161 *mpl*), zur Vergrösserung der letztern durch Umwandlung in Muskelfasern bei. Später soll nach der Darstellung von Balfour, deren Richtigkeit mir übrigens zweifelhaft erscheint, die ganze äussere Schicht zu Muskelzellen werden, so dass bei den Elasmobranchiern das Ursegment nach Abgabe des zur Wirbelbildung dienenden Zellenmaterials vollständig zur Muskulatur aufgebraucht würde. An den dorsalen und ventralen Kanten erhalten sich noch längere Zeit die oben erwähnten Muskelbildungszellen.

Zu einem etwas abweichenden Ergebniss ist Rabl auf Grund von Untersuchungen, mit welchen er mich freundlichst bekannt gemacht hat, neuerdings gelangt. Nach ihm entsteht die Anlage der Wirbelsäule nicht durch eine Abspaltung von Zellen, sondern durch einen F a l t u n g s p r o c e s s d e r U r s e g m e n t e (Fig. 171). Schon zur Zeit, wo diese mit der Leibeshöhle nach abwärts noch in Verbindung stehen, bildet sich an der Uebergangsstelle zur Seite der Chorda eine kleine Ausbuchtung (*W*) und liefert ein Zellmaterial, das zwischen Chorda (*ch*) und Nervenrohr einerseits, dem Ursegment (*mp*) andererseits nach dem Rücken emporwächst und die Grundlage für die Wirbelsäule abgibt (Fig. 175).

Anders lautet wieder die Darstellung für die viel untersuchte Classe der Vögel. Hier sind die Ursegmente (Fig. 173 *pv*) anfangs solide Bildungen, erhalten dann aber eine Höhlung im Inneren (Fig. 178), welche beim Hühnchen am dritten Tage am deutlichsten ist. Während nun die an das äussere Keimblatt angrenzende Zellenschicht unverändert bleibt,

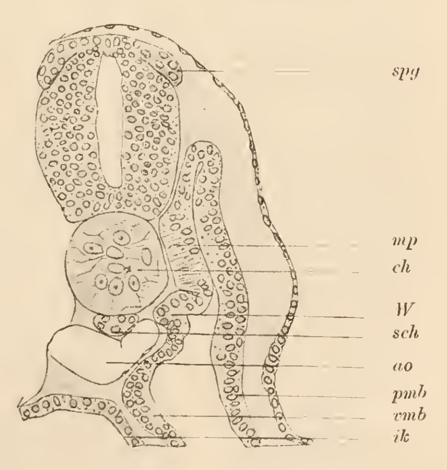


Fig. 171. Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus nach Rabl.

Die Ursegmente haben sich vom übrigen Theil des mittleren Keimblattes noch nicht ganz abgeschnürt. An der Uebergangsstelle sieht man eine Ausbuchtung (*W*), welche nach Rabl zur Anlage der Wirbel wird. *ch* Chorda. *spg* Nervenleiste, aus der sich die Spinalknoten entwickeln. *mp* Muskelplatte des Ursegments. *sch* subchordaler Strang. *ao* Aorta. *ik* inneres Keimblatt. *pmb*, *vmb* parietales, viscerales Mittelblatt.

wuchert der innere und untere Wandtheil und liefert eine Masse kleiner Zellen, die sich in die Ursegmenthöhle hineindrängen, sie eine Zeit lang noch in einen engen Spalt umwandeln und schliesslich ganz zum Schwund bringen. Kölliker erblickt, dem Beispiel Remak's folgend, in dem gewucherten Theil die Anlage der Wirbelsäule, in dem übrigen zu dieser Zeit noch mehr passiv bleibenden Theil die Anlage der Muskulatur. Die erstere bezeichnet er als den eigentlichen Urwirbel, die letztere als Muskelplatte oder Rückentafel. Von dieser bemerkt er, dass sie bei den Vögeln zwar ursprünglich ein einfaches Blatt darstelle, später aber, allem Anscheine nach durch Wucherungen und Umbiegungen vom dorsalen und ventralen Rande aus, doppelt werde. Sie verwandele sich dann in erster Linie mit ihrer tiefern Lage in längsverlaufende Muskelfasern.

Aus den mitgetheilten Untersuchungen geht eins mit aller Klarheit hervor: Die Ursegmente sind in erster Linie die Anlagen der Körpermuskulatur. Das lehren vor allen Dingen Amphioxus und die niederen Wirbelthiere. Ob die Ursegmente neben dieser Hauptleistung auch noch andere Aufgaben zu erfüllen haben, bedarf noch einer genaueren Untersuchung. Namentlich ist durch ein vergleichendes Studium niederer und höherer Wirbelthiere zweierlei festzustellen: 1) was aus der äusseren Zellenschicht der Ursegmente wird, 2) ob und in welcher Weise die innere Zellenschicht Bildungsmaterial für die Wirbelsäule liefert.

Betrachten wir jetzt noch etwas genauer den ursprünglichen Zustand der Muskulatur. Derselbe zeigt anfangs in allen Wirbelthierclassen vollständige Uebereinstimmung. Ueberall erscheint als Grundlage ein sehr einfaches System längsverlaufender contractiler Fasern, die zuerst neben Chorda und Nervenrohr auftreten und von hier sich dorsalwärts nach dem Rücken zu und ventralwärts in die Bauchdecken hinein ausbreiten. Die Muskelmasse wird in sehr gleichartiger Weise durch quer oder schräg zur Wirbelsäule verlaufende bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Segmente oder Myomeren abgetheilt. Bei niederen Wirbelthieren erhält sich dieser Zustand, bei höheren macht er einer complicirteren Anordnung Platz.

In welcher Weise aus dem ursprünglichen System sich die nach Lage und Form so verschiedenartigen Muskelgruppen der höheren Thiere ableiten, kann im Einzelnen nicht näher untersucht werden, zumal auch dieses Gebiet der Entwicklungsgeschichte noch wenig bearbeitet worden ist; nur auf zwei Punkte, welche bei der Differenzirung der Muskelgruppen in Frage kommen, sei hier aufmerksam gemacht.

Erstens ist ein sehr wichtiger Factor in der Ausbildung des Skelets gegeben, das mit seinen Fortsätzen Ansatzpunkte für Muskelfasern bietet. Diese finden hierdurch Gelegenheit, sich von der übrigen Masse abzusondern.

Zweitens wirkt auf eine grössere Differenzirung der Muskulatur die Entwicklung der Gliedmaassen hin, die als Höcker zur Seite des Rumpfes entstehen (Fig. 136 u. 137). Ihre Muskulatur, welche bei höheren Wirbelthieren sehr complicirt angeordnet ist, erhalten die Gliedmaassen, wie wir durch Untersuchungen von Kleinenberg und Balfour, sowie neuerdings durch die überaus beweisenden Angaben von Dohrn erfahren haben, gleichfalls von den Ursegmenten.

Bei den Elasmobranchiern, bei welchen die Vorgänge am klarsten

zu überschauen sind, sprossen Zellenknospen aus den noch hohlen Ursegmenten hervor und wachsen in die paarigen und unpaaren Flossen hinein, in welchen sie sich in Muskelfasern umbilden. Die Thatsache, dass immer von einer grösseren Anzahl von Ursegmenten Knospen an eine Flosse abgegeben werden, ist beachtenswerth, weil damit die Extremität sich als eine Bildung erweist, die mehreren Körperabschnitten angehört.

B. Die Kopfsegmente.

Ueber die Entwicklung des Kopfes sind in den letzten Jahren wichtige Arbeiten von Götte, Balfour, Marshall, Wijhe, Froriep und Anderen erschienen. Sie haben zu dem belangreichen Ergebniss geführt, dass sich der Kopf in derselben Weise wie der Rumpf aus einer grösseren Anzahl von Segmenten aufbaut. Am deutlichsten treten diese Verhältnisse bei den Selachiern zu Tage.

Wenn bei ihnen die mittleren Keimblätter in die Kopfanlage hineingewachsen sind, so weichen sie hier wie im Rumpf frühzeitig auseinander und fassen so jederseits einen engen spaltförmigen Raum, die Kopfhöhle, zwischen sich. Diese hängt nach hinten mit der allgemeinen Leibeshöhle zusammen. Hieraus folgt, dass beim Embryo die beiden primitiven Leibessäcke (Cölomsäcke) eine grössere Ausdehnung als später besitzen, da sie bis in den vordersten Theil der Embryonalanlage, bis in den Kopf, hineinreichen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung sondern sich die Wandungen der Kopfhöhlen in ähnlicher Weise wie die Wandungen der Leibeshöhle in einen ventralen und in einen dorsalen die Ursegmente liefernden Abschnitt. Dann aber tritt zwischen Kopf und Rumpf ein wichtiger Unterschied hervor: im Rumpf wird nur der dorsale Abschnitt, im Kopf aber sowohl der dorsale, als auch der ventrale, ein jeder in einer für ihn eigenartigen Weise, segmentirt.

Der ventrale Theil der Kopfhöhle zerfällt, in Folge der Entwicklung der Schlundspalten, in einzelne Segmente (Branchiomeren Ahlborn), von welchen das erste vor der ersten Spalte, die übrigen zwischen zwei Spalten gelegen sind. Jedes Segment (Fig. 172) besteht aus einer von Cylinderzellen gebildeten Wand und schliesst einen engen Hohlraum ein. Mit dem es einhüllenden Bindegewebe stellt es den die einzelnen Schlundspalten von einander trennenden Visceralbogen dar, daher denn auch die von der Kopfhöhle sich herleitenden Spalträume als Visceralbogenhöhlen von Wijhe bezeichnet worden sind. Letztere communiciren eine Zeit lang unter den Kiementaschen mit dem das Herz einschliessenden Pericardialraum. Dann aber beginnen sie sich zu schliessen; ihre Wandungen legen sich zusammen, aus dem Cylinderzellenepithel entwickeln sich quergestreifte Muskelfasern. Diese wandeln sich später in die Kiefer- und die Kiemenmuskeln um.



Fig. 172. Querschnitt durch den vorletzten Schlundbogen eines Pristiurusembryo. Nach Balfour.

ep Epidermis; *vc* innere Schlundtasche; *pp* Segment der Leibeshöhle im Schlundbogen; *aa* Schlundbogengefäss (Aortenbogen).

Somit ergibt sich für den Kopfabschnitt der Wirbelthiere der wichtige Satz: die Kopfmuskulatur entwickelt sich nicht nur aus den Ursegmenten, sondern auch aus einem Theil des Epithels der Kopfhöhle, welcher den nicht zur Muskelbildung beitragenden Seitenplatten am Rumpf entspricht.

Was den dorsalen Theil des mittleren Keimblattes im Kopfabschnitt betrifft, so zerfällt derselbe wie am Rumpf in Ursegmente, die bei den Selachiern neun an Zahl eine Höhlung umschliessen, mit Ausnahme des ersten, welches solid ist. Sie entstehen zuerst in der Hinterhauptsgegend und vermehren sich von da nach vorn. Die Segmentirung des gesammten Körpers vollzieht sich daher bei den Selachiern, was übrigens auch für alle übrigen Wirbelthiere gilt, in der Weise, dass sie in der Nackengegend beginnt und von hier einerseits nach hinten zum Schwanzende, andererseits nach vorn fortschreitet.

Die Wandungen der Ursegmente des Kopfes liefern zum Theil Muskeln, zum Theil bilden sie sich zurück. Aus den drei ersten Paaren gehen, wie Marshall und Wijhe im Einzelnen nachgewiesen haben, die Augenmuskeln hervor. Das erste Segment legt sich becherförmig um die Augenblase herum und differenzirt sich in Musculus rectus superior, rectus inferior und obliquus inferior. Das zweite Paar lässt den Obliquus superior und das dritte Paar den Rectus externus entstehen. Das vierte bis sechste der Segmente geht zu Grunde, während aus den 3 letzten sich Muskeln entwickeln, welche vom Schädel zum Schultergürtel ziehen.

Bei den übrigen Wirbelthieren ist die Umwandlung des mittleren Keimblatts im Kopf noch nicht in so erschöpfender Weise wie bei den Selachiern untersucht worden. Zur Entwicklung von Kopfhöhlen scheint es nicht zu kommen, indem die mittleren Keimblätter jeder Zeit auf einander gepresst bleiben. Im Uebrigen wissen wir, dass auch hier Ursegmente nachweisbar sind. Götte beschreibt bei der Unke deren 4 Paar; Froriep findet bei Säugethieren allein in der Occipitalregion jederseits 4 Muskelsegmente, die von hinten nach vorn an Grösse abnehmen und von denen die beiden vordersten sich später zurückbilden sollen. Im Einzelnen ist noch Manches durch genauere Untersuchung aufzuklären.

II. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane.

Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane kann nicht getrennt in zwei Capiteln besprochen werden, da beide Organsysteme anatomisch und genetisch auf das innigste mit einander zusammenhängen.

Einmal nehmen beide ihren Ursprung von einer und derselben Stelle der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle, zweitens treten Theile des Harnsystems späterhin in den Dienst des Geschlechtsapparates; denn sie liefern die Wege oder Canäle, die mit der Ausführung der Eier und des Samens betraut werden. Mit Recht fasst man daher auch in der Anatomie die beiden genetisch verbundenen Organsysteme unter dem gemeinsamen Namen des Urogenitalsystems oder des Harn-Geschlechtsapparates zusammen.

Wir wenden uns hiermit wieder zu einem der interessantesten Ab-

schnitte in der Entwicklungsgeschichte. Interesse beansprucht gerade in morphologischer Hinsicht das Urogenitalsystem, weil sich an ihm während des embryonalen Lebens eine grosse Anzahl von wichtigen Umwandlungen vollzieht. Bei den höheren Wirbelthieren werden zuerst Organe angelegt, die Urniere und Vorniere, die nur vergänglicher Natur sind, die zum Theil wieder verschwinden und durch die bleibende Niere ersetzt werden, zum Theil sich nur in ihren Ausführwegen erhalten. Die vergänglichen Bildungen aber entsprechen Organen, die bei niederen Wirbelthieren dauernd in Function sind.

In den letzten Jahren ist das Capitel „Harngeschlechtsorgane" durch Untersuchung jeder einzelnen Wirbelthierclasse von den verschiedensten Seiten sorgfältig durchgearbeitet worden, nachdem durch die vortrefflichen Untersuchungen von Waldeyer und von Semper die Aufmerksamkeit der Forscher auf eine Reihe ganz neuer und unerwarteter Erscheinungen gelenkt worden war. Es ist eine umfangreiche Literatur entstanden, viele wichtige Thatsachen sind an's Tageslicht gefördert worden. Trotzdem ist nicht zu verschweigen, dass über manche fundamentale Frage die Meinungen noch auseinandergehen.

Wie in mehreren früheren Capiteln, werde ich auch hier der Darstellung eine breitere Grundlage dadurch geben, dass ich die niederen Wirbelthiere bei einzelnen Fragen zum Theil etwas eingehender berücksichtige.

a) Urnierengang.

Das Erste, wodurch sich die Entstehung des Harngeschlechtssystems bemerkbar macht, ist das Erscheinen eines längsverlaufenden Canals, der in geringer Entfernung vom Kopfende beginnt und sich von hier nach rückwärts bis zum Enddarm erstreckt. Es ist der Urnierengang oder Wolff'sche Gang (Fig. 173 *Wd*). An Querschnitten von jungen Vogelembryonen sieht man ihn dicht unter dem äusseren Keimblatt dort auftreten, wo die Ursegmente (*Pv*) an die Seitenplatten angrenzen.

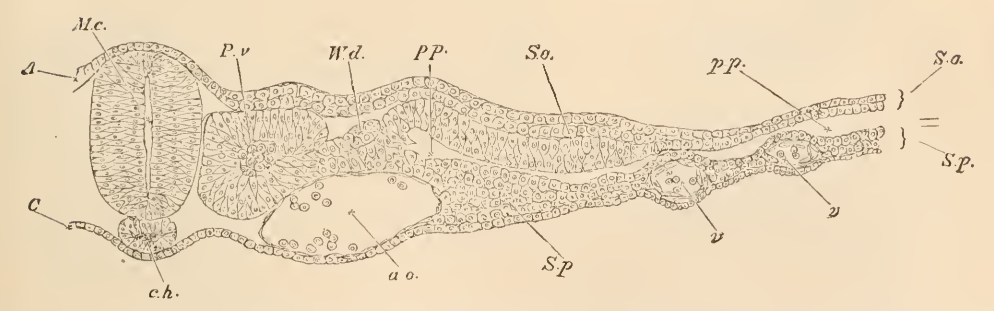


Fig. 173. Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryo von 45 Stunden. Nach Balfour.

Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt theilweise gesondert in das Ursegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwischen sich fasst.

Mc Medullarrohr; *Pv* Ursegment; *So* Rumpfplatte; *Sp* Darmplatte; *pp* Leibeshöhle; *ch* Chorda; *A* äusseres Keimblatt, *C* inneres Keimblatt; *ao* Aorta; *v* Blutgefäss; *Wd* Wolff'scher Gang.

Diese sind schon jetzt zuweilen unter Sichtbarwerden einer Leibeshöhle (*pp*) in ein parietales (*so*) und ein viscerales Blatt (*sp*) auseinandergewichen.

Die Stelle, an welcher beide Blätter seitwärts von den Ursegmenten in einander übergehen, bezeichnet man als die Mittelplatte und kennzeichnet dadurch die wichtige Region des Keimes, von welcher das Epithel der Harn- und Geschlechtsorgane seinen Ursprung nimmt.

Wie ist nun der Urnierengang an dem angegebenen Orte entstanden? Die Ansichten der Embryologen weichen hierüber noch auseinander. Indessen leitet die überwiegende Mehrheit den Urnierengang ebenso wie das gesammte Epithel des Harngeschlechtsapparates vom mittleren Keimblatt ab. Nur von wenigen Seiten wird auf gewisse Wahrnehmungen hin der Satz vertheidigt, dass der Urnierengang vom äusseren Keimblatt abstammt. Es wird sich im Folgenden zeigen, dass sich diese scheinbar widersprechenden Angaben recht gut vereinbaren lassen.

Der Urnierengang legt sich entweder gleich von Anfang an als ein Hohlcanal an oder zunächst als ein solides, strangförmiges Gebilde, das sich erst später aushöhlt. Es tritt uns somit dieselbe Erscheinung entgegen, welcher wir auch bei der Entwicklung von epithelialen Organen anderer Keimblätter — auch die Darmdrüsen können sich ja als hohle Ausstülpungen oder als solide Cylinder anlegen — bereits begegnet sind.

Der erste Modus der Entwicklung findet sich, wie ROSENBERG, GÖTTE, OELLACHER, HOFFMANN nachgewiesen haben, beim Urnierengang der Knochenfische und Amphibien (Fig. 174 *u*). Es entsteht hier eine von vorn nach hinten verlaufende rinnenförmige Ausbuchtung der Mittelplatte an der Stelle, wo sie an das äussere Keimblatt angrenzt. Indem sich ihre Ränder zusammenlegen, schliesst sie sich mit Ausnahme einiger später zu erwähnender Stellen zu einem Canal, welcher sich bald vom mittleren Keimblatt vollständig ablöst.

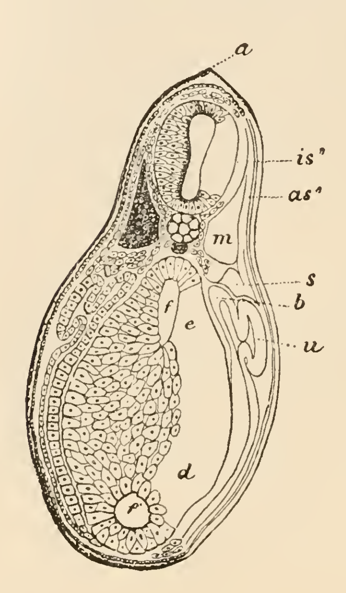


Fig. 174. Querschnitt durch eine sehr junge Kaulquappe von Bombinator in der Gegend des vorderen Endes des Dottersacks. (Nach GÖTTE.)

a Falte des äusseren Keimblatts, die sich in die Rückenflosse fortsetzt; *is** Rückenmark; *m* Seitenmuskel; *as** äussere Zellschicht der Muskelplatte; *s* Mesenchymzellen; *b* Uebergang des parietalen in das viscerale Mittelblatt; *u* vorderes rinnenförmiges Ende des Urnierenganges, aus welchem sich die Vorniere entwickelt; *f* Darmhöhle; *e* Darmblatt in die Dotterzellenmasse *d* übergehend; *f'* ventraler Blindsack des Darms, der zur Leber wird.

Bei den übrigen Wirbelthieren trifft man anstatt der rinnenförmigen Ausbuchtung eine solide Wucherung des mittleren Keimblattes. Dieselbe erscheint bei den Elasmobranchiern, wie eine von RABL mir zur Veröffentlichung überlassene Figur (175) zeigt, schon zu einer Zeit, wo sich die Ursegmente noch nicht von den Seitenplatten abgeschnürt haben. An der Stelle, an welcher dies später geschehen wird, bemerkt man am parietalen Mittelblatt eine leistenartige Verdickung, welche nach dem Hornblatt zu vorspringt. Bei den Amnioten entwickelt sich

der Urnierengang etwas später, nachdem sich die Ursegmente unter Bildung einer Mittelplatte seitlich schon besser abgegrenzt haben. Beim Hühnchen lässt er sich in der Gegend des fünften bis achten Ursegments am Ende des zweiten Tages, beim Kaninchen am achten Tage als ein leistenartiger Vorsprung an der Mittelplatte nachweisen (Fig. 173 *Wd*). Eine Höhlung erhält er erst, nachdem er sich von seinem Mutterboden abgelöst hat.

Im vorderen Bereich des Embryo entstanden, vergrössert sich der Urnierengang langsam nach hinten. Die Art und Weise wie dies geschieht, ist strittig. Nach einer noch vor wenigen Jahren fast allgemein angenommenen Ansicht soll das in Bildung begriffene jeweilige Ende des Urnierengangs als isolirter Höcker in den Zwischenraum zwischen äusserem und mittlerem Keimblatt vorspringen und selbständig durch Vermehrung seiner eigenen Zellen allmählich bis zum Enddarm auswachsen. Er soll also weder vom äusseren noch vom mittleren Keimblatt sich abschnüren noch von ihnen Zellenmaterial zu seiner Vergrösserung beziehen.

Diese Angaben sind neuerdings, wie mir scheint, unhaltbar geworden. Wie von zwei ganz verschiedenen Wirbelthierclassen, von den Selachiern (Wijhe, Rabl, Beard) und von den Säugethieren (Hensen, Flemming, Graf Spee) in durchaus glaubwürdiger Weise berichtet wird, ist hier das hintere Ende des in der Entwicklung begriffenen Urnierenganges keineswegs eine allseitig isolirte Bildung, sondern steht mit dem äusseren Keimblatt in fester Verbindung. An den Befund von einem Selachierembryo, der in Fig. 175 dargestellt ist, schliesst sich in einer Querschnittsserie bald ein Befund (Fig. 176) an, in welchem der Urnierengang jetzt als leistenartige Verdickung des äusseren Keimblatts erscheint. Durch das Studium verschieden alter Embryonen lässt sich dann weiter feststellen, dass sich die leistenartige Verdickung des äusseren Keimblatts durch Wucherung der Zellen desselben nach rückwärts verlängert, während sie sich vorn von ihrem

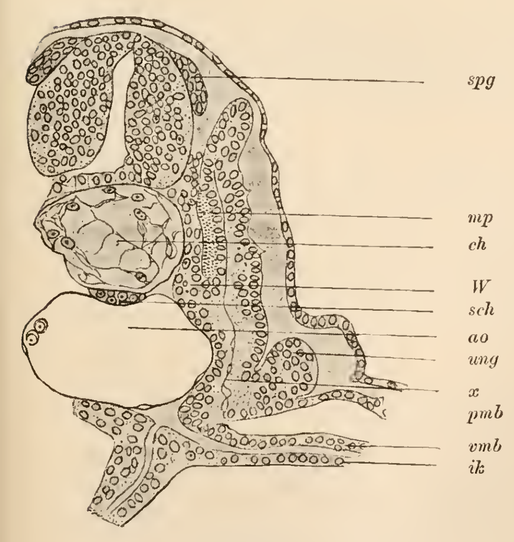


Fig. 175.

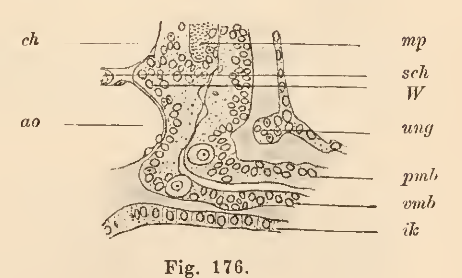


Fig. 176.

Fig. 175 u. 176. 2 Querschnitte durch einen Embryo von Pristiurus, der etwas älter ist als der Embryo, welchem der in Figur 171 dargestellte Querschnitt entnommen ist. Querschnitt Fig. 176 liegt ein wenig weiter nach hinten als Querschnitt Fig. 175. Bezeichnungen wie in Fig. 171. Ausserdem *ung* Urnierengang. *x* Spalte im Ursegment, welche noch mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht.

Mutterboden abschnürt. Es wächst demnach der Urnierengang auf Kosten des äusseren Keimblatts und schiebt sich gleichsam an diesem mit seiner Endöffnung nach hinten bis zum Enddarm vor.

Hensen, Flemming und Graf Spee, welche diese Beobachtungen bei Säugethieren gemacht haben, sind durch sie zu der Ansicht veranlasst worden, dass der Urnierengang wie das ganze Harnsystem vom äusseren Keimblatte ableitbar sei. Seine Verbindung mit dem mittleren Keimblatt betrachten sie als eine erst secundär entstandene. Ihre Auffassung lässt sich nun aber mit den Befunden, welche man bei den übrigen und namentlich bei den niederen Wirbelthieren: Selachiern, Knochenfischen, Amphibien, Vögeln vom vorderen Ende des Urnierengangs erhalten hat, nicht in Einklang bringen; dagegen wird allen Beobachtungen Rechnung getragen, wenn wir dieselben in der Weise zusammenfassen, dass sich zuerst der Urnierengang von der Mittelplatte aus entwickelt, dann mit seinem hintern Ende secundär mit dem äusseren Keimblatt in Verbindung tritt und unter Betheiligung desselben weiter nach rückwärts auswächst.

Wenn diese, auch von Wijhe geäusserte Deutung richtig ist, dann kann man den Urnierengang bei seinem ersten Auftreten als eine kurze, canalartige Durchbrechung der Leibeswand bezeichnen, die mit einer inneren Oeffnung in der Leibeshöhle beginnt und mit einer äusseren an der Haut ausmündet. Ursprünglich lagen innere und äussere Oeffnungen nahe beisammen, später rückten sie so weit auseinander, bis sich die äussere Oeffnung des Canals mit dem Enddarm in Verbindung gesetzt hat. Zu Gunsten der hier vorgetragenen Ansicht lässt sich anführen, dass sich bei den Cyclostomen noch der ursprünglichere Zustand, das heisst, die Verbindung mit der Haut, erhalten hat. Denn bei ihnen mündet der Urnierengang an dem Bauchporus nach aussen.

Dass zwischen Hohlräumen des Körpers und der freien Oberfläche Durchbrechungen entstehen, ist eine nichts weniger als auffällige Erscheinung. Ich erinnere an das Darmrohr, in dessen Bereich an verschiedenen Stellen Oeffnungen, wie Mund, After, Kiemenspalten, gebildet werden. Noch häufiger sind Durchbrechungen der Leibeswand bei wirbellosen Thieren. Als solche entstehen die Oeffnungen an den Spitzen der hohlen Tentakeln der Actinien, an dem Ringgefäss der Medusen, die Canäle (Segmentalorgane), welche bei den Würmern aus der Leibeshöhle nach aussen führen und zur Entleerung der Geschlechtsproducte und Excrete dienen. —

Kurze Zeit, nachdem der Urnierengang angelegt worden ist, setzen sich mit ihm immer zahlreicher werdende, quer verlaufende Canälchen in Verbindung. So entwickelt sich zu beiden Seiten der Chorda und der später an ihre Stelle tretenden Wirbelsäule ein eigenthümliches drüsiges Organ, welches der Abscheidung der Excrete dient. An ihm unterscheidet man drei hinter einander gelegene, in Entwicklung und Bau ein wenig verschiedenartige Abschnitte als Vorniere, Urniere und bleibende Niere.

b) Die Vorniere.

Die Vorniere ist das erste und ursprünglichste Harnorgan der Wirbelthiere, eine Bildung, welche bei den Embryonen aller Wirbelthiere (Selachier ausgenommen) nachgewiesen ist und sich dauernd bei Cyclostomen und Fischen erhält. Bei Reptilien, Vögeln und Säuge-

thieren ist ihre Anlage eine rudimentäre, wie BALFOUR, SEDGWICK, RANSON, SIEMERLING, WELDON und MIHALKOVICS gezeigt haben.

Die Entwicklung der Vorniere vollzieht sich in sehr einfacher Weise. Der vordere Theil des Urnierengangs, der in der oben beschriebenen Weise vom Epithel der Leibeshöhle aus entsteht, schnürt sich von ihm nicht vollständig ab, sondern bleibt mit ihm durch 3 oder 4 Oeffnungen in Verbindung. Die Verbindungsstellen wachsen später zu kürzeren oder längeren flimmernden Quercanälen aus.

Eine eigenartigere Beschaffenheit gewinnt die Vorniere noch dadurch, dass sich in der Nähe der Mündungen ihrer flimmernden Canälchen ein oder mehrere Gefässknäuel aus der Wand der Leibeshöhle entwickeln. An beiden Seiten des Mesenteriums (*me*), durch welches linke und rechte Vorniere von einander getrennt werden, wuchert das Bindegewebe [beim Hühnchen in der Gegend des elften bis fünfzehnten Segments (Fig. 177)] und wächst als ein kugeliger Körper (*gl*) in die Leibeshöhle hinein. In jede Wucherung dringt von der Aorta ein Blutgefäss und löst sich hier in einen Büschel von Capillaren auf, die sich darauf gleich wieder zu einem abführenden Gefäss vereinigen. Wahrscheinlich wird durch diese Einrichtung eines Gefässknäuels oder Glomerulus Flüssigkeit oder Harnwasser ausgeschieden, das dann durch die Oeffnungen der Vornierencanälchen aufgenommen und durch den Urnierengang nach aussen entleert wird. Bemerkenswerth ist dabei, dass der Gefässknäuel sich nicht in der Wandung der Vornierencanälchen selbst, wie es bei Urniere und Niere der Fall ist, sondern in der Wand der Leibeshöhle befindet, so dass nur durch Vermittelung der letzteren das Harnwasser abgeführt werden kann.

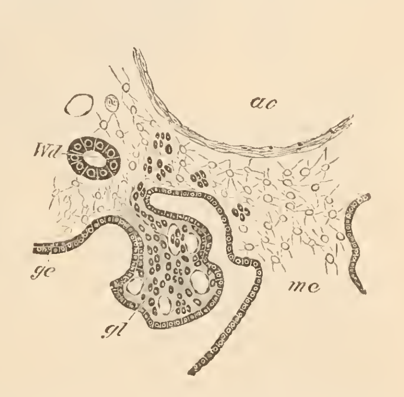


Fig. 177. Querschnitt durch den äusseren Glomerulus eines Vornierencanälchens eines Hühnchens von ungefähr 100 Stunden, nach BALFOUR.

gl Glomerulus; *ge* Peritonealepithel; *Wd* Urnierengang; *ao* Aorta; *me* Mesenterium. Das Vornierencanälchen und sein Zusammenhang mit dem Glomerulus sind in dieser Figur nicht angegeben.

c) Die Urniere.

Bald nach dem Erscheinen der Vorniere entwickelt sich am folgenden Abschnitt des Urnierengangs bei allen Wirbelthieren ein zweites drüsiges Organ, die Urniere oder der WOLFF'sche Körper. Wenn es heisst, eine Drüse entwickelt sich am Urnierengang, wird man zunächst daran denken, dass aus seiner Wand seitliche Sprossen hervorwachsen und sich verzweigen, wie es bei der Anlage von Drüsen aus dem äusseren oder dem inneren Keimblatt geschieht. Nichts derartiges findet hier statt. Alle Beobachter — mit Ausnahme einiger älterer Forscher — stimmen vielmehr darin überein, dass die Drüsencanälchen der Urniere unabhängig vom Urnierengang auftreten. Ihr Mutterboden ist direct oder indirect das Epithel der Leibeshöhle. Wie man in vielen Fällen, bei Cyclostomen, Selachiern, Amphibien und bei Amnioten im

vordersten Abschnitt des Rumpfes (Fig. 178) beobachtet hat, treibt medial und ventral vom Urnierengang (*wd*) das Epithel der Leibeshöhle solide Sprossen (*st*), die in das mittlerweile reichlicher entwickelte embryonale Bindegewebe hineindringen und mit ihren blinden Enden

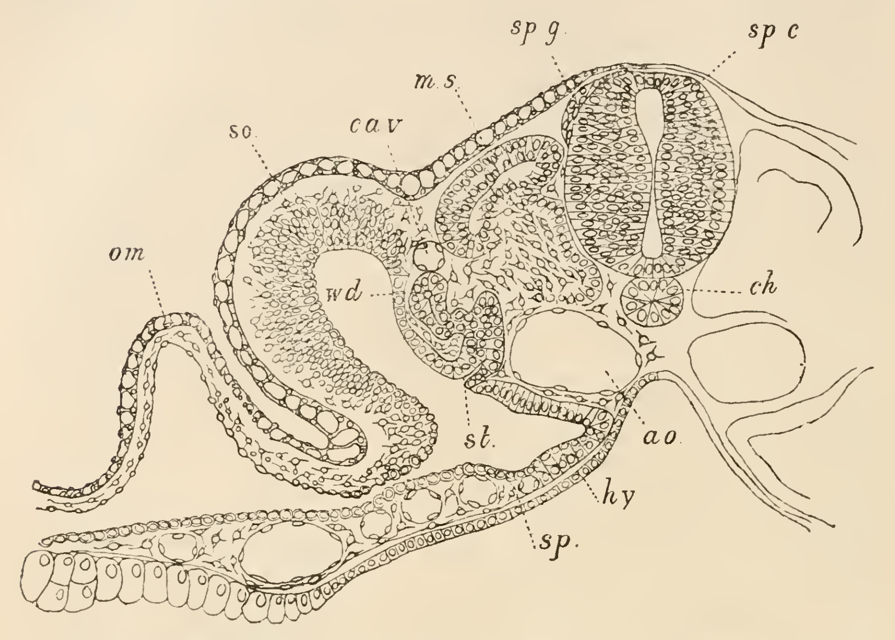


Fig. 178. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr vierundzwanzig Mesoblastsomiten. Nach Balfour.

Man sieht die 4 ursprünglichen Keimblätter und die aus ihnen entstandenen Organe durch geringe Mengen embryonaler, sternförmige Zellen enthaltender Bindesubstanz, in welcher zugleich die Gefässanlagen eingeschlossen sind, von einander getrennt.

om Amnion; *so* Hautfaserblatt; *sp* Darmfaserblatt; *wd* Wolff'scher Gang; *st* Urnierencanälchen; *cav* Cardinalvene; *ms* Muskelplatte; *spg* Spinalganglion; *spc* Rückenmark; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *hy* inneres Keimblatt.

dem Urnierengang entgegenwachsen. Die Sprossen führen den Namen der Urnierenstränge, sie werden zuerst im vorderen Bereich des Embryo angelegt und nehmen allmählich an Zahl zu, indem sich zu ihnen weiter nach rückwärts immer neue Anlagen hinzugesellen. Anfangs solid, erhalten sie später in ihrem Inneren eine Höhlung, wobei der Aushöhlungsprocess von der Leibeshöhle beginnt und sich allmählich nach dem Urnierengang zu fortsetzt (Fig. 178). Indem die Urnierenstränge oder besser, da sie jetzt hohl geworden sind, die Urnierencanälchen in querer Richtung und in regelmässigen Abständen verlaufen, gewinnt die Urniere eine sehr zierliche regelmässige Beschaffenheit, wie die Abbildung eines 25 Tage alten Hundeembryo zeigt (Fig. 179 *un*); sie kann als eine kammförmige Drüse bezeichnet werden, zusammengesetzt aus einem lateral in einiger Entfernung vom Mesenterium gelegenen, längsverlaufenden Sammelrohr und medianwärts ansitzenden kurzen Querästchen. Sie erstreckt sich von der Lebergegend des Embryo bis zum hinteren Ende der Leibeshöhle.

Weiterhin beginnen die einzelnen Urnierencanälchen etwas in die

Länge zu wachsen, sich dabei S-förmig aufzuwinden und in drei Abschnitte zu sondern. Der mittlere Abschnitt weitet sich bläschenartig aus und gestaltet sich zu einer BOWMAN'schen Kapsel um. An dieselbe treten von den in der Nähe der Urniere vorbeiziehenden primitiven Aorten einzelne Querästchen heran und lösen sich in ein Büschel von Capillaren auf. Der Blutgefässknäuel oder Glomerulus wächst nun in das Epithelbläschen hinein, dessen mediale Wand er vor sich hertreibt



Fig. 179. Embryo eines Hundes von 25 Tagen. 5 mal vergrössert, gestreckt und von vorn gesehen. Nach BISCHOFF.

d Darmrohr; *ds* Dottersack; *al* Allantois, Harnsack; *un* Urniere; *l* die beiden Leberlappen mit dem Lumen der Vena omphalomesenterica dazwischen; *ve*, *he* vordere, hintere Extremität; *h* Herz; *m* Mund; *au* Auge; *g* Geruchsgrübchen.

und in das Innere einstülpt. Hierbei werden am eingestülpten Wandtheil die Epithelzellen stark abgeplattet, während sie auf der entgegengesetzten Seite hoch und kubisch bleiben. Ein derartiges Gebilde, das aus einem Gefässknäuel und der umhüllenden BOWMAN'schen Kapsel besteht, nennen wir ein MALPIGHI'sches Körperchen, ein Organ, das für die Urniere und bleibende Niere der Wirbelthiere überaus bezeichnend ist.

Ausser dem erweiterten mittleren Theil ist an jedem Urnierencanälchen noch zu unterscheiden erstens ein engeres Verbindungsstück mit dem Urnierengang, welches mehr und mehr in die Länge wächst, und zweitens ein kürzeres Verbindungsstück mit der Leibeshöhle. Letzteres bildet sich in den einzelnen Wirbelthierclassen in verschiedener Weise um. Bei einigen, wie bei vielen Selachiern, behält es seinen ursprünglichen Zusammenhang mit der Leibeshöhle bei und beginnt am Bauchfell mit einer von Flimmerzellen umgebenen Oeffnung, die von

Semper entdeckt, als Nierentrichter oder Nephrostom bezeichnet worden ist und in vieler Hinsicht an die ähnlichen Gebilde von den Excretionsorganen der gegliederten Würmer erinnert. Bei den meisten Wirbelthieren indessen kommt es nicht mehr zur Entwicklung besonderer Nierentrichter, da sich die Urnierencanälchen alsbald nach ihrer Entstehung aus dem Epithel der Leibeshöhle von diesem vollständig ablösen und dadurch jede Beziehung zur Leibeshöhle verlieren.

Noch verdient hervorgehoben zu werden, dass bei einigen Wirbelthieren am Anfang die Urnierencanälchen segmental angeordnet sind in der Weise, dass je eins auf ein Ursegment kommt. Man hat sie daher auch Segmentalgänge genannt. Mit Recht aber hat sich diese Bezeichnung nicht eingebürgert, da bei anderen Wirbelthieren eine segmentale Anordnung nicht auftritt.

Bei den höheren Wirbelthieren hat man die hier kurz skizzirte, bei Selachiern und Amphibien beobachtete Entstehungsweise der Urnierencanälchen, welche man als die ursprüngliche wird betrachten müssen, nur am vordersten Abschnitt der Urniere nachweisen können. Sonst bildet sich, wie fast alle neueren Beobachter angeben (Sedgwick, Mihalkovics, Ranson, Weldon etc.), an Stelle deutlich zu unterscheidender Stränge ein zusammenhängender Zellstreifen durch Wucherung des Epithels der Leibeshöhle. Erst auf späteren Stadien sondert sich dieses „Urnierenblastem“, nachdem es sich vom Epithel der Leibeshöhle abgelöst hat, in einzelne, hinter einander gelegene Stränge, die sich mit dem Urnierengang verbinden, und darauf durch Auseinanderweichen ihrer Zellen eine Höhlung gewinnen.

Meiner Meinung nach handelt es sich aber hier nur um scheinbare Verschiedenheiten, welche darauf zurückzuführen sind, dass bei den höheren Wirbelthieren die Entwicklung der Urniere sich auf einem früheren Entwicklungsstadium und in einem kürzeren Zeitraum als bei den Amnionlosen vollzieht. Die Urnierenstränge wachsen daher näher bei einander vom Epithel der Leibeshöhle hervor und erscheinen dem Beobachter um so mehr als eine zusammenhängende Zellmasse, als auch bei dem rascheren Tempo der Zellverschiebungen die sich neu anlegenden Theile weniger scharfe Begrenzungen erhalten und so sich gegen die Zellen des Zwischenblatts nicht deutlich absetzen können.

Den vielgebrauchten Ausdruck, dass sich die Urnierencanälchen aus einem Blastem herausdifferenziren, erkläre ich daher in der Weise, dass bei älteren Embryonen die bereits angelegten, aber für uns nicht unterscheidbaren Theile weiter auseinanderrücken, sich durch schärfere Contouren gegen die Stützsubstanz (Mesenchym) absetzen und so erst jetzt für unser Auge mit unseren immerhin unvollkommenen Untersuchungsmethoden sichtbar werden.

Eine Urniere in der einfachen Form, wie sie entwicklungsgeschichtlich zuerst angelegt wird, erhält sich dauernd nur bei Bdellostoma, einem Vertreter der Cyclostomen. Sie besteht hier, wie schon Johannes Müller gezeigt hat, aus einem langgestreckten Canal (Figur 180 *A* u. *B a*) und kurzen Quercanälchen (*b*). die in kleinen Abständen in ihn einmünden. Letztere hängen nicht mehr mit der Leibeshöhle durch einen Nierentrichter zusammen und schliessen an ihrem blinden, durch eine Einschnürung etwas abgesetzten Ende (Fig. 180 *B c*) einen Blutgefässknäuel ein.

Bei allen übrigen Wirbelthieren bildet sich die Urniere zu einem

voluminöseren und complicirter gebauten Organ um. Es beginnen nämlich die anfänglich kurzen, in querer Richtung zum Urnierengang verlaufenden Canälchen stärker in die Länge zu wachsen und sich dabei in zahlreiche Windungen aufzuschlängeln (Figur 181 *s.t*). Ausserdem kommt es zur Entstehung neuer Urnierencanälchen zweiter und dritter Ordnung. Auch diese bilden sich wieder ganz unabhängig vom Urnierengang. Entweder wachsen sie wieder aus dem Peritonealepithel dorsal von der zuerst gebildeten Anlage als solide Sprossen in das unterliegende Gewebe hinein, oder sie differenziren sich, wie oben dargestellt wurde, aus einem Zellenstreifen, der von der Mittelplatte abstammt. In beiden Fällen nähern sie sich mit ihrem blinden Ende dem primären Harncanälchen und vereinigen sich mit seinem Endabschnitt, welcher sich auf diese Weise zu einem Sammelrohr umwandelt. Gleichzeitig legt sich an einem jeden von ihnen auch ein Malpighi'sches Körperchen an. Während der ursprüngliche Zusammenhang der Einstülpungen mit der Leibeshöhle bei einigen Wirbelthieren, bei denen wir an der Oberfläche der Niere die Nierentrichter antreffen, erhalten bleibt, findet bei den meisten eine Ablösung sehr frühzeitig statt.

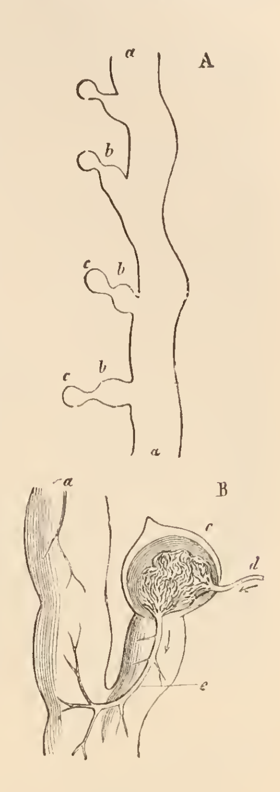


Fig. 180. Theile der Urniere von Myxine. Nach J. Müller.
a Urnierengang; *b* Urnierencanälchen; *c* Glomerulus; *d* eintretende, *e* austretende Arterie.
B ein Theil von *A*, stärker vergrössert.

In einer von der eben gegebenen Schilderung abweichenden Art und Weise bilden sich neue Canälchen bei den Haien. Hier ist das

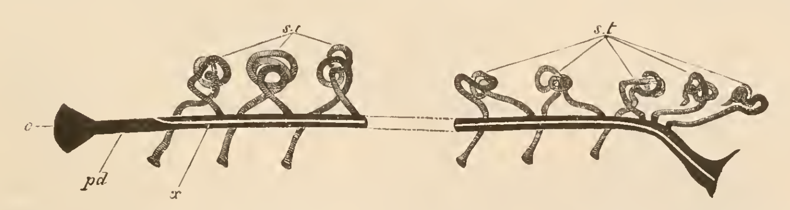


Fig. 181. Schema des ursprünglichen Zustandes der Niere beim Elasmobranchierembryo.
pd Urnierengang, der sich bei *o* in die Leibeshöhle und am andern Ende in die Cloake öffnet; *x* Linie, längs welcher sich vom Urnierengang der am Schema nach unten gelegene Müller'sche Gang abtheilt; *st* Urnierencanälchen, die einerseits in die Leibeshöhle, anderseits in den Urnierengang münden.

Epithel der bereits bestehenden Malpighi'schen Knäuel der Ausgangspunkt einer Wucherung. Zellsprossen wachsen aus ihnen hervor und den vor ihnen gelegenen Harncanälchen entgegen, mit denen sie mit ihrem blinden Ende verschmelzen. Nachdem diese Verbindung erfolgt

ist, lösen sie sich mit ihrem anderen Ende von ihrem Mutterboden ab.

Das Endergebniss des einen wie des anderen Vorgangs sind zusammengesetzte Harncanälchen, deren einzelne Zweige mit je einem Malpighi'schen Körperchen versehen sind. Die complicirtere Structur, welche hierdurch die Urniere gewinnt, ist keine gleichmässige in allen ihren Abschnitten; gewöhnlich findet sich bei den meisten Wirbelthieren das Verhältniss durchgeführt, dass der vorderste Theil, der später zu den Geschlechtsdrüsen in Beziehung tritt, einfache Canälchen behält und nur der hintere Theil durch Bildung secundärer und tertiärer Anlagen in eine zusammengesetztere Form übergeht. Der letztere wird dann zu einem recht voluminösen, in die Leibeshöhle zu beiden Seiten des Mesenteriums weit vorspringenden Band, das wegen seines grossen Blutgefässreichthums eine tiefrothe Färbung beim lebenden Thier besitzt (Fig. 184 *WK*).

Das fernere Schicksal der Urniere ist in den einzelnen Wirbelthierklassen ein sehr verschiedenes. Bei den Anamnia, d. h. bei den Fischen und Amphibien, wird sie zum bleibenden Harnorgan, durch welches die Excrete des Körpers entleert werden; ausserdem aber gewinnt sie auch noch Beziehungen zum Geschlechtsapparat, auf welche ich indess erst später näher eingehen werde. Bei den Vögeln und Säugethieren dagegen besitzt die Urniere niemals eine abscheidende Function, auch nicht beim Embryo; sie ist ein embryonales Organ, welches bald nach seiner Anlage sich wieder zum grössten Theil zurückbildet und nur theilweise bestehen bleibt, insofern es auch hier in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt und, wie wir ebenfalls erst später sehen werden, zur Ausführung der Geschlechtsproducte mit verwendet wird.

d) Die Niere.

Die Abscheidung des Harnes übernimmt bei den höheren Wirbelthieren eine dritte vom hinteren Endstück des Urnierenganges sich anlegende Drüse: die bleibende Niere. Ihre Bildungsgeschichte, welche von der der Urniere zuerst abzuweichen scheint, bereitet der Untersuchung grössere Schwierigkeiten. Am genauesten ist sie durch das Studium der Entwicklung des Hühnchens durch Arbeiten von Sedgwick bekannt geworden. Am Anfang des dritten Tages der Bebrütung wuchert beim Hühnchen eine Ausstülpung aus dem Ende des Urnierenganges, aus seiner dorsalen Wandung hervor, der Harnleiter oder Ureter.

Ueber seine Beziehungen zur Nierenentwicklung stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der älteren Ansicht, die auch jetzt noch von Vielen getheilt wird, soll aus dem Harnleiter die Niere sich nach Art des gewöhnlichen Drüsenwachsthums bilden. Es sollen Ausstülpungen entstehen, die weitere Ausstülpungen treiben und so das ganze Nierenparenchym liefern. Nach der zweiten Ansicht dagegen, die namentlich von neueren Embryologen aufgestellt worden ist, von Semper, Braun, Fürbringer, Sedgwick und Balfour, entwickelt sich die bleibende Niere aus zwei verschiedenen Anlagen, die erst secundär in Beziehung zu einander treten: die Marksubstanz mit ihren Sammelröhren aus dem Harnleiter, die Rindensubstanz dagegen mit den gewundenen Canälchen und den Henle'schen Schleifen aus einer besonderen

Anlage. Nach dieser Ansicht würde demnach eine Uebereinstimmung stattfinden zwischen der Entwicklung der Niere und Urniere, insofern bei letzterer der Urnierengang und die Urnierencanälchen ja auch getrennt entstehen, um erst später secundär durch Verwachsung zu einander in Beziehung zu treten. Die hier angedeutete Uebereinstimmung ist für mich ein nicht unwichtiger Grund, der zweiten vor der ersten Ansicht den Vorzug zu geben.

Was den genaueren Sachverhalt anbetrifft, so ist derselbe beim Hühnchen nach den Untersuchungen von Sedgwick, welche Balfour bestätigt hat, folgender: Es wächst der durch Ausstülpung aus dem Ende des Urnierenganges entstandene Harnleiter in die Mittelplatte hinein, und zwar in denjenigen Abschnitt, welcher am Ende des Wolff'schen Körpers in der Gegend des 31. bis 34. Ursegmentes gelegen ist. Hier ist die Mittelplatte in starker Wucherung begriffen und liefert eine kleinzellige Masse, die man als die Nierenanlage bezeichnen kann. Die Anlage bildet sich nun aber zur Niere nicht gleich an Ort und Stelle um, sondern erfährt, nachdem der Harnleiter in sie hineingedrungen ist, zuvor eine recht beträchtliche Lageveränderung; sie wächst nebst Harnleiter dorsal von der Urniere weiter nach vorn, wobei sie sich allmählich vergrössert, und beginnt erst, wenn sie in diese neue Lage gekommen ist, die inneren Differenzirungen zu zeigen. Man sieht dann, wie in der kleinzelligen Masse gewundene Canälchen immer deutlicher hervortreten und wie in ihrer Wandung Malpighi'sche Körperchen angelegt werden. Man findet ferner, dass aus dem Ende des Harnleiters einzelne Schläuche sich hervorstülpen, die zu Sammelröhren auswachsen und sich später wahrscheinlich — Sicheres ist darüber noch nicht festgestellt — mit den in der Nierenrinde entstandenen gewundenen Canälchen verbinden. In eine noch nähere Uebereinstimmung mit der Urniere würde die bleibende Niere in ihrer Entwicklung treten, wenn sich die Angaben von Braun bestätigen sollten, dass bei den Reptilien die Nierenanlage aus einzelnen Sprossen des Peritonealepithels hervorgeht.

Das voluminös gewordene Organ, welches bald die Urniere an Grösse überflügelt hat, ist anfangs aus einzelnen, durch tiefe Furchen getrennten Lappen zusammengesetzt (Fig. 182). Die Lappung bleibt bei den Reptilien, Vögeln und einzelnen Säugethieren (Cetaceen) dauernd erhalten. Bei den meisten Säugethieren jedoch verschwindet sie, ebenso wie beim Menschen (bei dem letzteren bald nach der Geburt). Die Oberfläche der Niere gewinnt eine vollständig glatte Beschaffenheit; nur noch die innere Structur (Malpighi'sche Pyramiden) weist auf die Zusammensetzung aus einzelnen, ursprünglich auch äusserlich gesonderten Abschnitten hin.

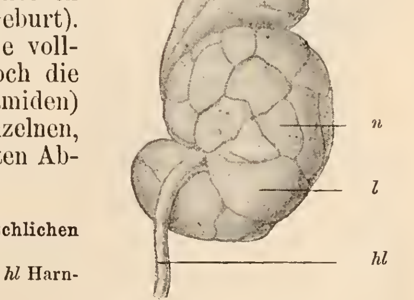


Fig. 182. Niere und Nebenniere eines menschlichen Embryo am Ende der Schwangerschaft.
nn Nebenniere; *n* Niere; *l* Lappen der Niere; *hl* Harnleiter.

Der Uebersichtlichkeit halber wurde die Entwicklung der drei Abschnitte: der Vorniere, Urniere und bleibenden Niere, bisher im Zu-

sammenhang besprochen. Dabei wurden andere Vorgänge einstweilen ausser Acht gelassen, welche gleichzeitig an der Mittelplatte sich abspielen. Diese betreffen die Ausbildung des MÜLLER'schen Ganges und der Geschlechtsorgane.

e) Der MÜLLER'sche Gang.

Der MÜLLER'sche Gang ist ein Canal, der bei den Embryonen der meisten Wirbelthiere (Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere) ursprünglich parallel und dicht neben dem Urnierengang vorgefunden wird, ein Canal, der sich in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern anlegt, aber später in jedem eine verschiedene Verwendung findet. Er nimmt bei niederen Wirbelthieren seine Entstehung aus dem Urnierengange, was am leichtesten bei den Selachiern (SEMPER, BALFOUR, HOFFMANN) zu verfolgen ist. Hier weitet sich der Urnierengang aus, erhält auf dem Querschnitt (Fig. 183, $_4$) eine ovale Form und gewinnt an seiner dorsalen (*sd*) und ventralen Hälfte (*od*), welche letztere an das Peritonealepithel unmittelbar angrenzt, eine verschiedene Beschaffenheit. An der dorsalen Hälfte münden die Urnierencanälchen ein, während ventralwärts sich die Wand bedeutend verdickt. Hierauf erfolgt eine Trennung der beiden Theile, die in geringer Entfernung vom vorderen Ende beginnt (Querschnitt 3—1) und nach hinten bis zur Einmündestelle in den Enddarm fortschreitet. Das dorsal gelegene Spaltungsproduct ist der bleibende Urnierengang (*wd*); er zeigt anfangs ein weiteres Lumen und nimmt die Harncanälchen auf (Fig. 181 *st*). Ventral zwischen ihm und dem Epithel der Leibeshöhle liegt der MÜLLER'sche Gang (Fig. 183 *od* und Fig. 181), der zuerst nur wenig durchgängig ist, später sich aber viel bedeutender ausweitet. Beim Spaltungsprocess wird ihm das vordere Ende des primären Urnierenganges (Fig. 181 *pd*) zugetheilt, welches durch einen Flimmertrichter (*o*) in die Leibeshöhle ausmündet. Der Flimmertrichter wird zum Ostium abdominale tubae.

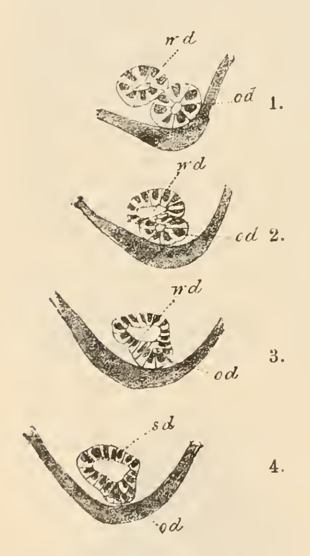


Fig. 183. Vier Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Urnierengangs eines weiblichen Embryo von Scyllium canicula. Nach BALFOUR.
Die Abbildung zeigt, wie sich vom Urnierengang *sd* und *wd* der MÜLLER'sche Gang *od* abspaltet.

Auch bei den Amphibien entwickelt sich der MÜLLER'sche Gang zum grössten Theil durch Abspaltung (FÜRBRINGER, HOFFMANN) vom Urnierengang mit Ausnahme des vorderen Endes, welches die in die Leibeshöhle führende Oeffnung trägt. Zur Bildung des letzteren dient ein kleiner Bezirk des Epithels der Leibeshöhle, welches sich verdickt, indem seine Zellen Cylinderform annehmen. Das verdickte Epithel senkt sich zu einer Rinne ein und schnürt sich darauf vom umgebenden Gewebe zu einer kurzen Röhre ab, die vorn durch eine weite Oeffnung mit der Leibeshöhle in Verbindung bleibt, nach hinten aber sich in den durch Abspaltung entstandenen Theil des MÜLLER'schen Ganges fortsetzt.

Die Spaltung des einfachen Urnierenganges in zwei dicht neben einander gelegene Canäle ist ein eigenthümlicher Vorgang, der nur verständlich wird unter der Voraussetzung, dass der Urnierengang eine doppelte Function besessen hat. Wahrscheinlich diente er ursprünglich sowohl zur Ausführung des von den Urnierencanälchen gelieferten Secretes, als auch nahm er durch seine Flimmertrichter aus der Leibeshöhle die bei der Reife in sie entleerten Geschlechtsproducte, Eier oder Samenfäden, auf und leitete sie nach aussen. Aehnliches beobachtet man häufig bei wirbellosen Thieren, z. B. in verschiedenen Abtheilungen der Würmer, bei denen auch die Segmentalcanäle, welche die Leibeswand durchbohren, sowohl Excrete des Körpers als auch die Geschlechtsproducte nach aussen befördern. Bei den Wirbelthieren ist dann eine jede der zwei Functionen auf einen besonderen Canal übertragen worden, von denen der eine die Verbindung mit der Leibeshöhle verliert, dagegen mit den queren Urnierencanälchen in Zusammenhang bleibt, der andere die Flimmertrichter der Vorniere zugetheilt erhält und so zur Ausführung der Geschlechtsproducte (Eier) geeignet wird.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren scheint der MÜLLER'sche Gang eine andere Entwicklungsweise als bei den Selachiern und Amphibien zu nehmen. Denn fast alle Beobachter (WALDEYER, BRAUN, GASSER, JANOSIK u. A.) geben an, in keiner Zeit einen Abspaltungsvorgang beobachtet zu haben. Seine Anlage erfolgt bei Vögeln und Säugethieren erst ziemlich spät, zu einer Zeit, wo die Urniere schon weiter ausgebildet ist und einen in die Leibeshöhle vorspringenden, bandartigen Körper (die Urnierenfalte) darstellt (Fig. 184). Man sieht dann im vorderen Bereiche und an der lateralen Fläche desselben, wie das Epithel der Leibeshöhle in einem kleinen Bezirk (*a'*) in auffallender Weise verdickt und aus Cylinderzellen zusammengesetzt ist, während es sonst aus abgeplatteten Zellen besteht. Die verdickte Epithelpartie senkt sich hierauf trichterförmig in die Tiefe und legt sich an den in der Nähe befindlichen Urnierengang (*y*) dicht an. Von hier aus wächst das blinde Ende des Trichters, wie meistens angegeben wird, selbständig durch Wucherung seiner Zellen nach rück-

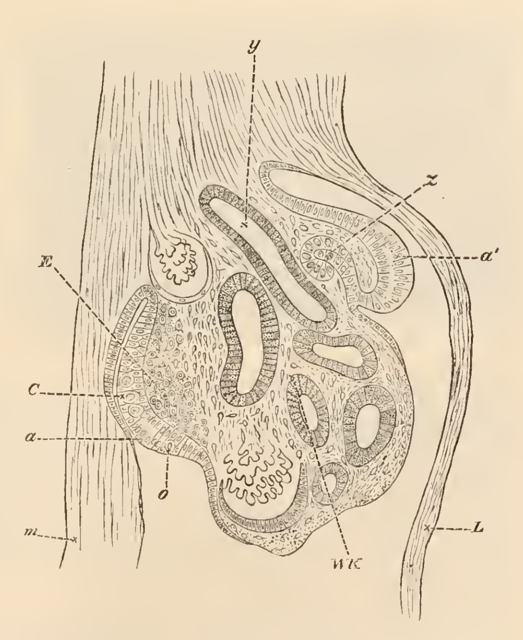


Fig. 184. Querschnitt durch die Urniere, die Anlage des Müller'schen Ganges und die Keimdrüse beim Hühnchen vom vierten Tage. Nach WALDEYER. Vergrösserung 160.

m Mesenterium; *L* Rumpfplatte; *a'* die Gegend des Keimepithels, von welcher sich das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges (*z*) eingestülpt hat; *a* verdickte Partie des Keimepithels, in welcher die primären Keimzellen *C* und *o* liegen; *E* modificirtes Mesenchym, woraus das Stroma der Keimdrüse gebildet wird; *WK* Urniere; *y* Urnierengang.

wärts aus und lässt einen soliden Strang entstehen, der unmittelbar zwischen dem Urnierengang und dem hier etwas verdickten Peritonealepithel der Genitalfalte gelegen ist. Es wird nun der durch Einstülpung entstandene Trichter zum Ostium abdominale tubae, der solide Zellenstrang aber, der sich bald aushöhlt und nach hinten endlich in die Cloake einmündet, zum MÜLLER'schen Gang.

Wenn die eben gegebene Darstellung in allen Einzelheiten richtig ist, so würden die MÜLLER'schen Gänge bei den Anamnia und bei den Amnioten, obwohl sie dieselbe Lage, Form und Function besitzen, doch keine gleichwerthigen Organe sein, da ihre Entwicklung eine verschiedene ist. Denn der eine spaltet sich vom Urnierengang ab, der andere legt sich neu durch Einstülpung vom Peritonealepithel an.

Ein derartiges überraschendes Endergebniss scheint aber noch keineswegs über alle Zweifel festgestellt und die Möglichkeit noch nicht ausgeschlossen zu sein, dass sich die Befunde bei den Amnioten doch auf diejenigen der Anamnia zurückführen lassen. Es würde der Fall sein, wenn sich Angaben von SEDGWICK, die allerdings von anderer Seite in Abrede gestellt werden (JANOSIK), bestätigen sollten. Nach SEDGWICK wächst das blinde Ende des Trichters n i c h t s e l b s t ä n d i g nach hinten zum MÜLLER'schen Gang aus, sondern setzt sich mit der ventralen Wand des Urnierenganges in Verbindung und vergrössert sich auf Kosten derselben, etwa in ähnlicher Weise, wie der Urnierengang durch Wucherung des äusseren Keimblatts von vorn nach rückwärts wächst. Die Querschnitte *A* und *B* der Figur 185 veranschaulichen

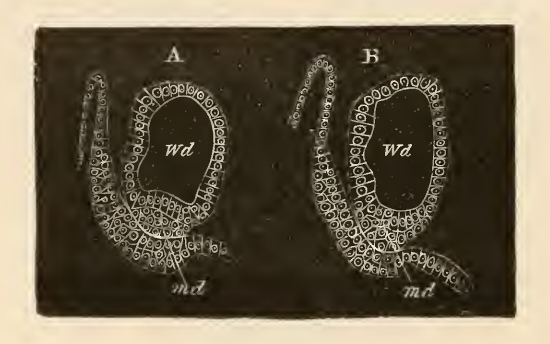


Fig. 185. Zwei Schnitte, um die Verbindung des soliden Endstücks des Müller'schen Gangs mit dem Urnierengang beim Hühnchen zu zeigen. Nach BALFOUR und SEDGWICK.

In *A* ist das Endstück des Ganges noch ganz deutlich getrennt; in *B* hat es sich mit der Wandung des Urnierengangs vereinigt.

md MÜLLER'scher Gang; *Wd* Urnierengang.

dies Verhältniss. Figur *B* zeigt die Stelle, an der die ventrale Wand des Urnierenganges durch Vermehrung der Epithelzellen zu einer Leiste (*md*) verdickt ist; auf einem weiter nach vorn geführten Querschnitt (*A*) hat sich die verdickte Partie zu einem Strang (*md*) abgelöst, welcher die sich später aushöhlende Anlage des MÜLLER'schen Ganges ist. Sie grenzt auf der einen Seite unmittelbar an den Urnierengang, auf der anderen Seite an das hier aus Cylinderzellen bestehende Epithel der Leibeshöhle, ein Verhältniss, welches auch die Querschnittsbilder durch Selachierembryonen (Fig. 183) zeigen.

Nach den Beobachtungen von SEDGWICK würde demnach das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges durch Einstülpung einer Strecke des Peritonealepithels, das hintere Ende aber durch Abspaltung von Zellen des Urnierenganges entstehen. So wäre eine Uebereinstimmung mit den Verhältnissen der amnionlosen Wirbelthiere (am meisten der schwanzlosen Amphibien [HOFFMANN]) gegeben.

f) Das Keimepithel.

Zur Zeit, wo sich der MÜLLER'sche Gang anlegt, sind bei den Wirbelthieren auch die ersten Spuren der Geschlechtsdrüsen nachzuweisen. Der Mutterboden für dieselben ist gleichfalls das Epithel der Leibeshöhle. Dieses gewinnt in den verschiedenen Bezirken der Leibeshöhle ein verschiedenes Aussehen (Fig. 184): an den meisten Stellen platten sich die Epithelien ausserordentlich ab und nehmen die Beschaffenheit des späteren „Endothels" an. Auch auf den Urnieren, die als dicke, blutreiche Falten in die Leibeshöhle vorspringen, ist im grössten Bereich das Epithel stark abgeplattet, erhält sich dagegen in seiner ursprünglichen Beschaffenheit 1) an ihrer lateralen Fläche längs eines Streifens (*a'*), an welchem sich, wie wir oben gesehen haben, der MÜLLER'sche Gang entwickelt, und 2) längs eines Streifens (*a*), der an der medialen Seite der Urniere von vorn nach hinten hinzieht; der letztere ist von BORNHAUPT und WALDEYER in seiner Bedeutung richtig gewürdigt und als das Keimepithel gekennzeichnet worden. Von ihm leiten sich die Keimzellen her: im weiblichen Geschlecht die Ureier, im männlichen die Ursamenzellen. Nur in den allerfrühesten Stadien ist nicht zu unterscheiden, ob das Keimepithel zum Hoden oder zum Eierstock sich ausbilden wird. Bald aber treten Unterschiede hervor, welche eine sichere Bestimmung gestatten. Wir wollen zuerst die Entwicklung des Eierstocks, alsdann diejenige des Hodens in das Auge fassen.

g) Der Eierstock.

Die Entwicklung des Eierstocks ist bis auf einige strittige Punkte ziemlich genau bekannt, sowohl bei niederen als auch bei höheren Wirbelthieren. Ich kann mich daher einfach auf die Darstellung der Befunde beschränken, welche man von dem Hühnchen und den Säugethieren erhalten hat.

Am 5. Bebrütungstage etwa nimmt das Keimepithel beim Hühnchen an Dicke bedeutend zu und wird 2—3 Zellenlagen stark. In diesen treten einige Elemente hervor, die sich durch Protoplasmareichthum und durch grosse und rundliche Kerne auszeichnen (Fig. 184 *C* u. *o*). Da sie zur Entwicklung der Eier in nächster Beziehung stehen, sind sie von WALDEYER, der sie zuerst genauer beobachtet hat, als die Ureier bezeichnet worden.

Unter dem Keimepithel findet sich zu jener Zeit schon embryonales Bindegewebe vor, mit sternförmigen Zellen (*E*), welche in lebhafter Wucherung begriffen sind. Auf diese Weise entsteht an der medialen Seite der Urniere die Eierstocksleiste, welche von den Harncanälchen durch eine dazwischen befindliche geringe Quantität von embryonaler Bindesubstanz getrennt ist.

Aehnliche Veränderungen wie beim Hühnchen treten bei Säugern auf, mit dem Unterschiede, dass das Keimepithel eine viel bedeutendere Dicke zu erreichen scheint.

Auf älteren Entwicklungsstadien verlieren die Grenzen zwischen dem Keimepithel, welches in starker Wucherung begriffen ist und daher zahlreiche Kerntheilungsfiguren aufweist, und zwischen dem unter ihm liegenden Gewebe mehr und mehr an Deutlichkeit. Es rührt dies einfach daher, dass jetzt ein Durchwachsungsprocess des Epithels und des embryonalen Bindegewebes stattfindet (Fig. 186).

Mit Absicht sage ich: ein Durchwachsungsprocess, indem ich unentschieden lasse, ob mehr das Keimepithel in Folge seiner Entwicklung in das embryonale Bindegewebe in Form von Zapfen und einzelnen Zellgruppen hineinwuchert oder ob das Bindegewebe mit Fortsätzen in das Epithel dringt.

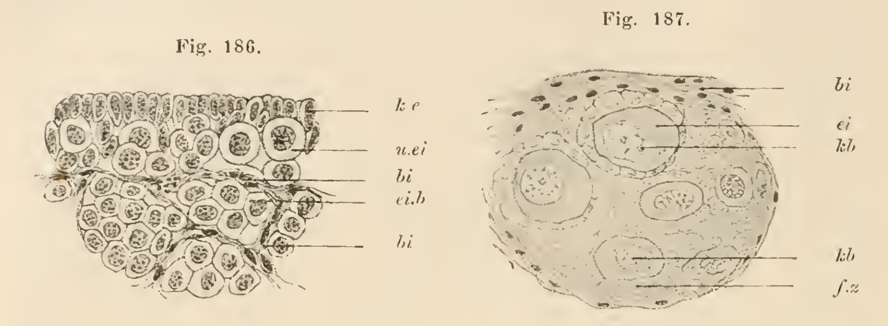


Fig. 186. Querschnitt durch den Eierstock eines 5 Tage alten Kaninchens. Stark vergrössert. Nach Balfour.

k.e Keimepithel; *u.ei* Ureier; *ei.b* Eiballen; *bi* Bindegewebe.

Fig 187. Schnitt durch einen Eiballen eines 7 Tage alten Kaninchens. Nach Balfour.

ei Eizelle, deren Keimbläschen (*kb*) ein Fadennetz zeigt; *bi* bindegewebiges Stroma; *f.z* Follikelzellen.

Wahrscheinlich sind beide Gewebe an dem Vorgang activ betheiligt. Auch können leicht in den einzelnen Wirbelthierklassen und zu verschiedener Zeit der Entwicklung Verschiedenheiten der Art bestehen, dass bald mehr das Einwachsen des Epithels in das Bindegewebe, bald mehr das Vordringen von Bindegewebe in das Epithel in den Vordergrund tritt.

Bei dem Durchwachsungsprocess, welcher lange Zeit während der Entwicklung fortdauert, lassen sich zwei Hauptstadien unterscheiden.

Zuerst gehen aus dem Keimepithel dünnere und stärkere solide Zellenstränge und Ballen (Fig. 186 u. 187) hervor, welche nach ihrem Entdecker den Namen der Pflüger'schen Schläuche erhalten haben. Zuweilen treten dieselben hie und da durch seitliche Aeste in Verbindung mit einander. Zusammen mit dem sie trennenden Bindegewebe bilden sie die Grundlage für die Rinde des Eierstocks. Nach der Leibeshöhle zu werden sie später durch eine dickere zusammenhängende Bindegewebsschicht, welche zur Albuginea des Eierstocks wird, überzogen und dadurch schärfer vom Keimepithel (Fig. 188 *ke*) getrennt, das sich auch später noch als eine Lage cubischer Zellen auf der Albuginea erhält.

In den Pflüger'schen Schläuchen sind zweierlei Arten von Zellen anzutreffen: Follikelzellen und Ureier (Fig. 187 *fz* u. *ei*). Ueber die Herkunft der ersteren gehen die Ansichten noch auseinander (vergleiche Seite 297); wahrscheinlich aber stammen beide vom Keimepithel ab.

Während nun die Follikelzellen durch fortdauernde Theilungsprocesse zahlreicher und kleiner werden, nehmen die Ureier an Grösse immer mehr zu und erhalten sehr ansehnliche bläschenförmige Kerne mit einem deutlich entwickelten Fadennetz (*kb*). Sie liegen selten ver-

einzelt in den Strängen und Ballen der Follikelzellen, sondern gewöhnlich in Gruppen beisammen, welche als Einester bezeichnet werden. In den Nestern beobachtet man öfters, wie von BALFOUR und VAN BENEDEN hervorgehoben wird, dass mehrere Ureier zu einer gemeinsamen, vielkernigen Protoplasmamasse, zu einem Syncytium verschmolzen sind. Aus einem solchen entwickelt sich später meist nur ein einziges Ei. Von den mehrfachen Kernen übertrifft bald einer die anderen an Grösse und wird zum Keimbläschen, während die übrigen zerfallen und aufgelöst werden. Aus derartigen Vorgängen ist nun nicht der Schluss zu ziehen, dass das Ei, wie zuweilen behauptet worden ist, einer Vielheit von Zellen entspricht; richtiger ist der Befund so zu deuten, dass von den in einem Nest enthaltenen Eizellen eine in ihrem Wachsthum vorauseilt und dadurch die übrigen unterdrückt und zu ihrem eigenen Wachsthum gewissermaassen als Nahrungsmaterial mit verwendet.

Es ist dies ein Vorgang, der bei Wirbellosen überaus häufig wiederkehrt und namentlich durch Untersuchungen von WEISMANN im Stamme der Arthropoden aufs genaueste verfolgt worden ist. Man kann hier Schritt für Schritt zeigen, wie bei niederen Krebsen und Insekten von zahlreichen Ureiern, die ursprünglich in einem Keimfach eines Eierstockschlauches enthalten sind, nur eins zum Ei wird, während die anderen frühzeitig im Wachsthum zurückbleiben, dann zerfallen und in ihren Zerfallsproducten mit in die definitive Eizelle als Dottermaterial herübergenommen werden.

Während der Vergrösserung der Eizellen leitet sich das 2. Stadium des Durchwachsungsprocesses von Epithel und Bindegewebe ein: das Stadium der Follikelbildung (Fig. 188). An der Grenze

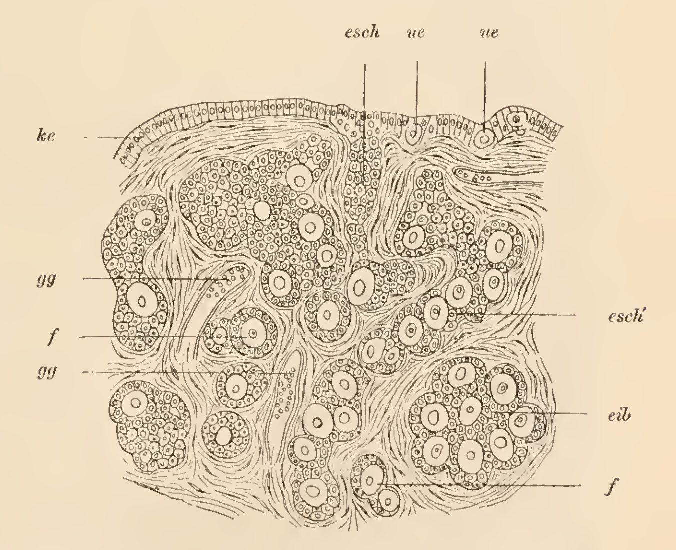


Fig. 188. Theil eines sagittalen Durchschnittes vom Eierstock eines neugeborenen Kindes. Stark vergröss. Nach WALDEYER.

k.e Keimepithel; *e.sch* PFLÜGER'sche Schläuche; *u.e* im Keimepithel gelegene Ureier; *e.sch'* langer in Follikelbildung begriffener PFLÜGER'scher Schlauch; *ei.b* Eiballen, ebenfalls in der Zerlegung in Follikel begriffen; *f* jüngste, bereits isolirte Follikel; *gg* Gefässe.

In den Schläuchen und Eiballen sind die Primordialeier und die kleineren Epithelzellen, das spätere Follikelepithel, zu unterscheiden.

zwischen der Mark- und Rindenzone des Eierstocks wuchert das blutgefässführende Bindegewebe der Umgebung in die PFLÜGER'schen Schläuche (*e.sch*) und Nester (*ei.b.*) hinein und theilt sie in lauter kugelige Körper, in die einzelnen Follikel (*f*) ab. Ein solcher enthält ein einziges Ei, das ringsum von einer Schicht von Follikelzellen eingehüllt ist. Das

herumgewucherte blutgefässführende Bindegewebe wird zur Follikelhaut oder Theca folliculi.

Von der Marksubstanz aus schreitet die Auflösung in Follikel immer mehr nach dem Keimepithel vor, doch erhalten sich unter ihm längere Zeit Pflüger'sche Schläuche, die mit ihm durch dünne Epithelstränge (*esch*) in Zusammenhang bleiben und in Entwicklung begriffene Eier einschliessen.

Die Neubildung von Pflüger'schen Schläuchen und von jungen Eiern ist ein Process, der bei niederen Wirbelthieren während des ganzen Lebens weiter vor sich geht, bei höheren dagegen nur auf die Periode der embryonalen Entwicklung oder die ersten Lebensjahre beschränkt zu sein scheint. In ersterem Falle, bei einer uneingeschränkten Neubildung kann man auch am ausgewachsenen Thier Eikeime bald an den verschiedensten Stellen des Eierstocks antreffen, bald findet man sie nur auf bestimmte Gegenden der Drüse beschränkt. Im zweiten Fall erlischt die Ureierbildung im Keimepithel wohl um so frühzeitiger, je geringer das gesammte während des Lebens nach aussen entleerte Eiquantum ist. So giebt Waldeyer vom Menschen an, dass im 2. Lebensjahre eine Entstehung neuer Eier nicht mehr nachzuweisen sei.

Trotzdem ist beim Menschen die Anzahl der in einem einzigen Eierstock enthaltenen Eianlagen schon eine ausserordentlich grosse. Man hat dieselbe bei einem geschlechtsreifen Mädchen auf 36000 geschätzt. Bei anderen Säugethieren scheint die Neubildung länger anzudauern. Bei jungen Thieren (von Hund und Kaninchen z. B.) hat man noch Pflüger'sche Schläuche beobachtet, welche mit dem Keimepithel des Eierstocks zusammenhingen und kleine Ureier einschlossen. Doch ist es hier in Zweifel gezogen worden, ob man es mit wirklichen Neubildungen oder nur mit Ureiern zu thun hat, die in ihrer Entwicklung stehen geblieben sind. Nur von einigen Säugethieren, z. B. der Fledermaus, giebt v. Beneden mit Sicherheit an, dass auch beim vollkommen geschlechtsreifen Thiere neue Pflüger'sche Schläuche und Ureier noch fortwährend vom Keimepithel producirt werden.

Im Anschluss an die erste Entstehung der Follikel will ich hier gleich noch einige Angaben über ihre weitere Umbildung folgen lassen. Dieselbe ist bei den verschiedenen Wirbelthieren mit Ausnahme der Säuger eine sehr ähnliche.

Bei den meisten Wirbelthieren besteht der Follikel (Fig. 188 *f*) zuerst aus einer kleinen, central gelegenen Eizelle und einer einfachen Lage sie einhüllender kleiner Follikelzellen. Beide grenzen sich bald schärfer durch eine Dotterhaut oder Membrana vitellina gegen einander ab. An älteren Follikeln haben beide Theile an Grösse zugenommen. Die Follikelzellen wachsen gewöhnlich zu längeren Cylindern aus und scheinen bei der Ernährung des Eies eine nicht unwesentliche Rolle zu spielen. Bei vielen Thieren, z. B. bei Haien und Dipneusten, hat man in ihnen Dotterkörnchen, wie in der Eizelle selbst, vorgefunden und hat hieraus, wie aus anderen Erscheinungen, geschlossen, dass die Follikelzellen aus der Blut führenden Follikelkapsel Nahrungssubstanz aufnehmen und sie weiter zum Ei transportiren. Eine derartige Ernährung wird dadurch erleichtert, dass die Dotterhaut (Fig. 5 *zp*) von Canälchen durchbohrt ist, durch welche Protoplasmafäden hindurchgehen und die Follikelzellen (*fz*) mit dem Ei verbinden. Wenn das Ei seine vollständige Grösse erreicht hat, verliert das Follikelepithel seine Bedeutung als Ernährungsorgan und plattet sich mehr und mehr ab.

Bei niederen Wirbelthieren werden die reifen Eizellen gewöhnlich in grosser Masse auf ein Mal, häufig im Verlauf weniger Tage, ja selbst Stunden entleert. Es geschieht in der Weise, dass die Bindegewebshülle platzt und ein Austreten der Eier in die Leibeshöhle veranlasst, wie bei Fischen und den meisten Amphibien. Nach der Entleerung ist der Eierstock, welcher vorher ausserordentlich gross war und am meisten Platz in der Leibeshöhle einnahm, auf einen ganz kleinen Strang zusammengeschrumpft und schliesst jetzt nur noch junge Eikeime ein, die zum Theil bis zum nächsten Jahre heranzureifen bestimmt sind.

In etwas anderer Weise verläuft bei den Säugethieren die Bildung der Follikel. Diese enthalten ursprünglich auch wie bei den übrigen Wirbelthieren nur ein kleines Ei und eine einfache Lage von Follikelzellen, die zuerst platt sind, darauf kubische, dann cylindrische Form annehmen (Fig. 188 *f*). Eine Zeit lang umhüllen die Follikelzellen das Ei in einfacher Lage, dann aber wuchern sie, theilen sich und wandeln sich in eine dicke, vielschichtige Hülle um. Noch grösser aber wird der Unterschied zu dem oben beschriebenen Entwicklungsgang dadurch, dass von den gewucherten Follikelzellen eine Flüssigkeit, der Liquor folliculi, abgeschieden wird, welcher sich abseits von dem Ei in einer kleinen Höhlung ansammelt (Fig. 189 *A ff*).

In Folge beträchtlicher Zunahme der Flüssigkeit wird der ursprünglich solide Follikel schliesslich in ein mehr oder minder grosses Bläschen (Fig. 189 *B*) umgewandelt, welches von dem Holländer Regnier de Graaf vor zwei Jahrhunderten entdeckt und für das Ei des Menschen erklärt worden ist. Die Bildung hat auch nach ihm den Namen des Graaf'schen Bläschens erhalten. Ein solches besteht nunmehr (Fig. 189 *B*) 1) aus einer äusseren bindegewebigen, Blutgefässe führenden Hülle (*fk*), der Theca folliculi, 2) aus einem ihrer Innenfläche auflagernden, mehrschichtigen Epithel von kleinen Follikelzellen (*fz*), der Membrana granulosa, 3) aus dem Liquor folliculi (*ff*) und 4) aus dem Ei (*ei*), das ursprünglich im Centrum des Follikels lag, jetzt aber an die Peripherie gedrängt worden ist. Hier bedingt es, in eine grosse Menge Follikelzellen (*fz*¹) eingehüllt, an der Wand einen nach innen gerichteten Vorsprung, den Eihügel oder Discus proligerus.

Wenn das Ei seine vollständige Reife erlangt hat, geschieht seine

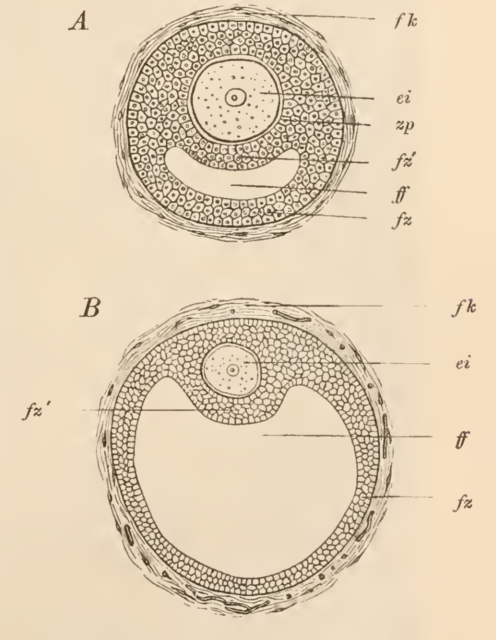


Fig. 189. ***A*** **und** ***B*****. Zwei Entwicklungsstadien von Graaf'schen Bläschen.** ***A*** Mit beginnender Entwicklung von Follikelflüssigkeit, ***B*** mit grösserer Ansammlung derselben.
ei Ei; *fz* Follikelzellen; *fz'* Follikelzellen, welche das Ei einhüllen und den Discus proligerus bilden; *ff* Follikelflüssigkeit (Liquor folliculi); *fk* Follikelkapsel (Theca folliculi); *zp* Zona pellucida.

Entleerung durch ein Platzen des GRAAF'schen Follikels, welcher dann beim Menschen etwa einen Durchmesser von 5 mm erreicht hat und eine hügelartige Hervorwölbung an der Oberfläche des Eierstocks hervorruft. Durch den Riss strömt die Follikelflüssigkeit aus und reisst dabei das Ei aus dem Keimhügel (Discus proligerus) mit heraus. Das Ei geräth zunächst in die Bauchhöhle, umgeben von einer geringen Menge von Follikelzellen, welche noch der Zona pellucida anhaften (Fig. 5); dann wird es von dem Eileiter aufgenommen.

In den durch den Ausfluss der Flüssigkeit entstandenen Hohlraum des Bläschens findet ein Bluterguss aus den in der Umgebung geborstenen Gefässen statt. Das Blut gerinnt und wandelt sich unter Wucherung der angrenzenden Gewebe in den gelben Körper oder das Corpus luteum um, welches für den Eierstock der Säugethiere eine characteristische Bildung ist. An der Wucherung betheiligen sich sowohl die zurückgebliebenen Follikelzellen (Membrana granulosa) als auch die bindegewebige Follikelkapsel. Die Follikelzellen vermehren sich noch bedeutend, dringen in das Innere des Blutgerinsels hinein und beginnen nach einiger Zeit zu zerfallen und sich in eine körnige Masse aufzulösen. Von der Kapsel wuchern blutgefässführende Sprossen in den gelben Körper hinein, wobei gleichzeitig ein massenhaftes Auswandern von weissen Blutkörperchen oder Leucocyten erfolgt, welche später ebenfalls verfetten und körnig zerfallen.

Für die weitere Entwicklung ist es nun von grossem Einfluss, ob das entleerte Ei befruchtet wird oder unbefruchtet bleibt. Es wird, je nachdem, der gelbe Körper als wahrer oder falscher unterschieden. Im ersteren Falle erhält er eine viel bedeutendere Grösse, deren Maximum im 4. Monat der Schwangerschaft erreicht wird. Er stellt dann eine fleischige, röthliche Masse dar. Vom 4. Monat an beginnt der Rückbildungsprocess. Es werden die Zerfallsproducte, die aus der körnigen Metamorphose der Follikelzellen und Leucocyten sowie aus dem Blutgerinsel hervorgegangen sind, von den Blutgefässen aufgesaugt. Aus dem zersetzten Blutfarbstoff sind Hämatoidinkrystalle entstanden, welche dem Körper jetzt eine orangerothe Färbung verleihen. Das ursprünglich zellenreiche Bindegewebe beginnt wie bei der Narbenbildung zu schrumpfen; als Folge dieser verschiedenen Rückbildungsprocesse beginnt der gelbe Körper, der über die Oberfläche des Eierstocks hervorragte, erheblich kleiner zu werden und sich schliesslich in eine derbe, bindegewebige Schwiele umzuwandeln, welche eine Einziehung an der Oberfläche des Organs bedingt. Wenn keine Befruchtung erfolgt ist, so treten zwar dieselben Metamorphosen und Wucherungsprocesse ein, nur bleibt der falsche gelbe Körper ausserordentlich viel kleiner. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, dass der Blutzudrang zu den Geschlechtsorganen, wenn die Befruchtung ausbleibt, ein viel geringerer ist als bei Eintritt der Schwangerschaft.

Ausser den PFLÜGER'schen Schläuchen, welche aus dem Keimepithel ihre Entwicklung nehmen und die Ureier liefern, gehen bei den meisten Wirbelthierklassen noch Epithelstränge anderer Art und anderen Ursprungs in die Zusammensetzung des Eierstocks ein. Wie bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren von verschiedenen Seiten beobachtet worden ist, wachsen aus dem ganz in der Nähe gelegenen WOLFF'schen Körper Epithelsprossen, die „Geschlechtsstränge der Urniere", hervor und dringen nach dem sich entwickelnden Eierstock hin, schon zu einer Zeit, in welcher der Durch-

wachsungsprocess zwischen Keimepithel und Bindesubstanz eben beginnt. Sie nehmen, wie BRAUN für Reptilien, HOFFMANN für Amphibien, SEMON für die Vögel nachgewiesen hat, aus dem Epithel der MALPIGHI'schen Körperchen ihre Entstehung. An der Basis der als Leiste in die Leibeshöhle vorspringenden Anlage des Eierstocks treten sie darauf bei den Säugethieren, bei denen ihr weiteres Schicksal bisher am genauesten verfolgt ist, mit einander zu einem Netzwerk in Verbindung, schlängeln sich und wachsen den PFLÜGER'schen Schläuchen entgegen. Während nun aus den letzteren bei den Säugethieren die Rinde des Eierstocks sich entwickelt, nehmen erstere an der Zusammensetzung der späteren Marksubstanz Theil und werden insofern auch als Markstränge bezeichnet. Dieselben bleiben in der Nähe der Follikel solid, während sie nach der Urniere zu eine Höhlung bekommen, welche von cylindrischen Zellen umgeben wird.

Bei verschiedenen Arten der Säugethiere zeigen die Markstränge, wie die vergleichenden Untersuchungen von HARZ ergeben haben, eine bald geringere, bald mächtigere Entwicklung. Bei einigen, z. B. dem Schwein und Schaf, dringen sie nur bis zur Wurzel des Eierstocks vor und bleiben somit von den PFLÜGER'schen Schläuchen durch einen weiten Zwischenraum getrennt, bei anderen wuchern sie bis in die Nähe der letzteren heran, legen sich ihnen zum Theil dicht an (Katze, Meerschweinchen, Maus etc.) und treten bei der Zusammensetzung der Marksubstanz sehr in den Vordergrund.

Ueber die Bedeutung der Geschlechtsstränge der Urniere oder der Markstränge für die Eibildung stehen sich 2 Ansichten gegenüber. Nach KÖLLIKER und ROUGET sollen sie frühzeitig mit den PFLÜGER'schen Schläuchen verschmelzen und ihnen die Zellen liefern, welche zum Follikelepithel werden. Es würden demnach die in einem Follikel enthaltenen Zellen zweifacher Abkunft sein, es würden die Follikelzellen von der Urniere, die Eier vom Keimepithel abstammen. Die meisten Embryologen bestreiten dies. Nach ihren Beobachtungen treten nur ausnahmsweise die Markstränge dicht an einen Follikel heran, bei manchen Säugethieren gar nicht; es müssen daher vom Keimepithel nicht nur die Ureier, sondern auch die zugehörigen Follikelzellen geliefert werden. Ich entscheide mich auch für die letztere Ansicht, für welche mir die Thatsachen am meisten zu sprechen scheinen. Welche Bedeutung aber dann die Markstränge haben, wird besser zu verstehen sein, wenn wir mit der Entwicklung des Hodens bekannt geworden sind, zu welcher wir nun übergehen wollen.

h) Der Hoden.

Ich will gleich hervorheben, dass unsere Kenntnisse von der Entwicklung des Hodens weniger vollständig sind als diejenigen von der Entwicklung des Eierstocks.

Am klarsten scheinen mir die Verhältnisse bei den amnionlosen Wirbelthieren zu liegen. Hier besitzen wir die bahnbrechenden Untersuchungen von SEMPER und BALFOUR über die Selachier, von HOFFMANN über die Amphibien. Alle diese Forscher sind in übereinstimmender Weise zu dem Resultat gekommen, dass die männlichen Geschlechtsproducte, ebenso wie die weiblichen, von dem Keimepithel der Leibeshöhle ihren Ursprung nehmen. Auch im männlichen Ge-

schlecht ist in der Gegend der Urniere ein besonderer, verdickter Streifen höherer Epithelzellen nachzuweisen, in welchem grössere Zellen mit bläschenförmigen Kernen, die Ursamenzellen, eingebettet sind. Auch hier wandern diese in das unterliegende Bindegewebe hinein. Sie bilden daselbst bei den Haien, deren Verhältnisse ich der weiteren Beschreibung zu Grunde legen will, unregelmässige Zellstränge, die Vorkeimketten SEMPER's (Fig. 190 *A*). Aus ihnen entwickeln sich kleine, kugelige, follikelartige Körper (Fig. 190 *B*), indem Bindegewebe aus der Umgebung in die Stränge hineinwächst und sie zerlegt.

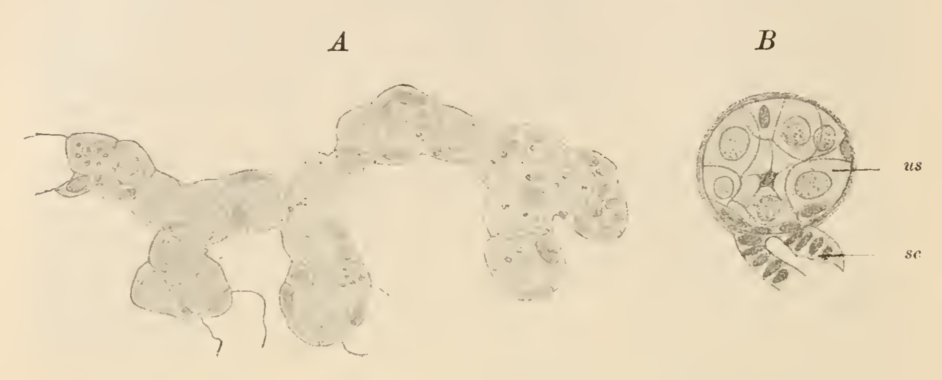


Fig. 190. *A*. Vorkeimketten der Vorkeimfalte eines 17 ctm langen Acanthias-Embryo. 330fach vergrössert. Nach SEMPER.

Man sieht schmalkernige Zellen und Ursamenzellen, welche Ureiern ähnlich sind.

***B*. Samenampulle aus der Vorkeimfalte eines 25 ctm langen Acanthias-Embryo.** 330fach vergrössert. Nach SEMPER.

us Ursamenzelle; *sc* Sammelcanälchen, welches sich der Samenampulle blind geschlossen angelegt hat.

So weit besteht also vollständige Uebereinstimmung in der Entwicklung von beiderlei Geschlechtsdrüsen. Während nun aber beim Eierstock in jedem Follikel eine Zelle an Grösse gewinnt und sich zum Ei umwandelt, unterbleibt dies beim männlichen Geschlecht; hier höhlen sich die follikelartigen Bildungen im Innern aus und gestalten sich so in Samenampullen um, deren Epithelzellen allmählich in lange Cylinder auswachsen. Von diesen wird der grösste Theil zu Samenmutterzellen, welche durch oftmals wiederholte Theilung im Ganzen in 60 Samenzellen zerfallen, deren jede sich zu einem Samenfaden umwandelt. Indem immer die von einer Samenmutterzelle abstammenden Fäden sich parallel neben einander anordnen, erklärt es sich, dass man vor Eintritt der völligen Reife die Samenfäden in grösserer Anzahl zu Bündeln vereinigt findet.

Während der Hoden, gleich dem Eierstock, seine specifischen Gewebsbestandtheile direct vom Keimepithel bezieht, erhält er seine ausführenden Wege von der Urniere geliefert. Wie im weiblichen, so wachsen auch im männlichen Geschlecht Epithelsprossen, die Geschlechtsstränge (Genitalcanäle HOFFMANN's), von der Urniere dem Hoden entgegen; sie entstehen bei den Amphibien durch Wucherung der Wandzellen einzelner MALPIGHI'scher Knäuel; bei den Selachiern dagegen sprossen sie in etwas abweichender Weise aus dem Flimmertrichter hervor. An

der Basis der Hodenleiste angekommen, vereinigen sie sich unter einander zu einem Längscanal, von welchem feine Röhrchen noch weiter in die Hodensubstanz hineingesandt werden, um sich mit den aus dem Keimepithel entstehenden Bildungen zu vereinigen. Wie die Figur 190 *B* lehrt, legen sich die Ausführröhrchen (*sc*) bei den Selachiern zuerst blind geschlossen an die Samenampullen an und treten mit ihnen in offene Verbindung erst dann, wenn die Reifung der Samenfäden beginnt.

Bei den höheren Wirbelthieren herrschen noch mancherlei Meinungsverschiedenheiten über die Entwicklung des Hodens. Zwar ist auch hier ein Keimepithel im männlichen Geschlecht von WALDEYER und Anderen auf der Oberfläche der Urniere nachgewiesen, aber eine Betheiligung desselben an der Anlage des Hodens in Abrede gestellt worden. Nach der ursprünglichen Darstellung von WALDEYER, welche noch von vielen Forschern, wie namentlich auch von KÖLLIKER, vertreten wird, sind die Samencanälchen Bildungsproducte der Urniere. Indessen weisen neuere Untersuchungen, die freilich noch nicht in allen Punkten mit einander harmoniren, darauf hin, dass die Entwicklung des Hodens der Reptilien, Vögel und Säugethiere mit derjenigen der amnionlosen Wirbelthiere in den Hauptzügen übereinstimmen wird. Im Anschluss an BORNHAUPT und EGLI, die allerdings noch mit unvollkommenen Untersuchungsmethoden gearbeitet haben, geben neuerdings BRAUN für die Reptilien, SEMON für das Hühnchen, MIHALKOVICS und JANOSIK für dieses und für die Säugethiere an, dass auch im männlichen Geschlecht das Keimepithel zu wuchern beginnt, in die Tiefe dringt und die Ursamenzellen liefert. Die Canälchen, welche WALDEYER und KÖLLIKER von der Urniere in die Hodenanlage hineinwachsen lassen, die Geschlechtsstränge, dienen nur zur Ausführung des Samens. Wie BRAUN für die Reptilien, SEMON für das Hühnchen angiebt, sprossen sie vom Epithel MALPIGHI'scher Knäuel, wie bei den Amphibien, hervor.

Wenn nach diesen Angaben der doppelte Ursprung der Hodensubstanz einerseits vom Keimepithel, andererseits von der Urniere her wohl nicht mehr in Zweifel gezogen werden kann, so bedürfen im Einzelnen manche Verhältnisse, welche bei den höheren Wirbelthieren noch in abweichender Weise dargestellt werden, erneuter Untersuchung. Vor allen Dingen ist der Punkt noch weiter aufzuklären: In welchem Verhältniss nehmen die vom Keimepithel und die von der Urniere gelieferten Epithelzellen am Aufbau der Hodensubstanz Theil? Werden die samenbereitenden Canälchen ausschliesslich vom Keimepithel gebildet, oder nur die Samenmutterzellen, während sich ihnen noch indifferente Zellen von den „Geschlechtssträngen der Urniere" bei der Durchwachsung hinzugesellen? —

Ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass die samenbereitenden Canälchen, die Tubuli seminiferi, vom Keimepithel, dagegen die Tubuli recti und das Rete testis von der Urniere abstammen.

i) Umwandlung der verschiedenen Anlagen des Urogenitalsystems in den fertigen Zustand.

Auf den vorhergehenden Blättern sind wir mit der ersten Entwicklung der verschiedenen Theile, welche die Grundlagen für das Urogenitalsystem bilden, bekannt geworden. Diese sind (Fig. 191) drei Paar Canäle: die Urnierengänge (*ug*), die MÜLLER'schen Gänge (*mg*), die

Ureteren oder Harnleiter (*hl*); ferner eine grössere Anzahl von drüsigen Bildungen: Vorniere, Urniere (*un*), bleibende Niere (*n*) und die Geschlechtsdrüsen (*kd*), Eierstock und Hoden.

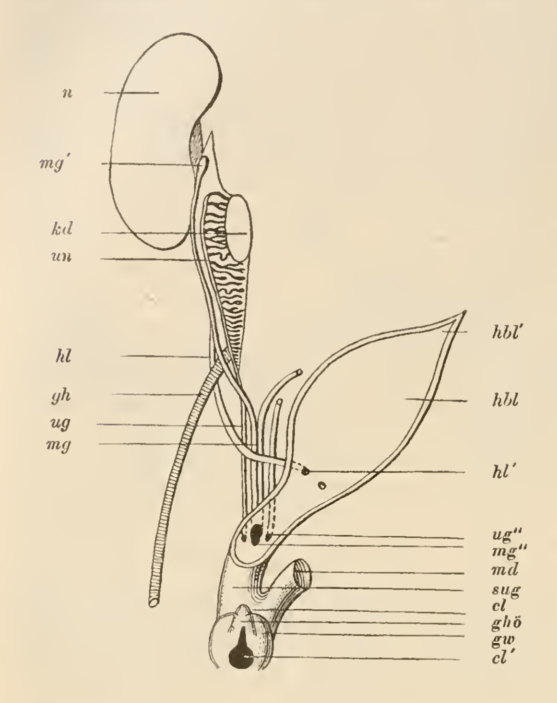


Fig. 191. Schema der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems eines Säugethieres aus frühem Stadium.

n Niere; *kd* Keimdrüse; *un* Urniere; *ug* Urnierengang; *mg* MÜLLER'scher Gang; *mg'* vorderstes Ende desselben; *gh* Gubernaculum Hunteri (Urnierenleistenband); *hl* Harnleiter; *hl'* Einmündung desselben in die Blase; *ug''*, *mg''* Einmündungen der Urnierengänge und der MÜLLER'schen Gänge in den Sinus urogenitalis *sug*; *md* Mastdarm; *cl* Cloake; *ghö* Geschlechtshöcker; *gw* Geschlechtswülste; *cl'* Ausmündung der Cloake; *hbl* Harnblase; *hbl'* Verlängerung der Harnblase in den Urachus (später Lig. vesico-umbilicale).

Es wird nun im Folgenden meine Aufgabe sein, zu zeigen, wie sich von diesen embryonalen Anlagen die fertigen Zustände herleiten. Hierbei werde ich mich hauptsächlich auf den Menschen beschränken, da es sich jetzt um leichter zu untersuchende und im Allgemeinen wohl bekannte Verhältnisse handelt.

Bei einem acht Wochen alten menschlichen Embryo (Fig. 192) sind die Anlagen, wenn wir von den nur mikroskopisch wahrnehmbaren Verschiedenheiten absehen, im männlichen und weiblichen Geschlecht noch zum Verwechseln ähnlich.

Alle Drüsen liegen zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule: am weitesten nach vorn die Niere (*n*), die ein kleines, bohnenförmiges Körperchen ist, welchem die um diese Zeit unverhältnissmässig grosse, nur in der linken Hälfte der Figur zu sehende Nebenniere (*nn*) auflagert.

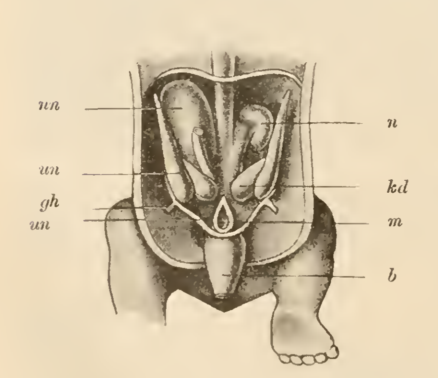


Fig. 192. Harn- und Geschlechtsorgane eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo. Nach KÖLLIKER. Etwa 3mal vergr.

nn rechte Nebenniere; *un* Urniere; *n* Niere; *ung* Urnierengang; *gh* HUNTER'sches Leitband oder Leistenband der Urniere (Gubernaculum Hunteri oder Ligam. uteri rotundum); *m* Mastdarm; *b* Blase; *kd* Geschlechtsdrüse.

Etwas weiter nach unten von ihr sieht man die Urniere (*un*) als einen länglichen, schmalen Gewebsstreifen. Sie ist an der Rumpfwand durch eine Bindegewebslamelle, eine Falte des Bauchfells, das sogenannte Gekröse der Urniere, befestigt. Dasselbe ist in der Mitte der Drüse ziemlich breit, verlängert sich dagegen nach oben nach dem Zwerchfell zu in ein dünnes Bändchen, welches Kölliker als Zwerchfellsband der Urniere beschrieben hat. Ferner bemerkt man noch bei sorgsamer Untersuchung am unteren Ende der Urniere eine zweite Bauchfellfalte, welche von ihr zur Leistengegend verläuft (Fig. 191 und 192 *gh*). Sie schliesst einen derberen Bindegewebsstreifen, eine Art von Band ein, das in der Entwicklung der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane eine Rolle zu spielen bestimmt ist: das Leistenband der Urniere. Es wird später beim Mann zum Hunter'schen Leitband (Gubernaculum Hunteri), beim Weib zum runden Mutterband (Ligamentum teres uteri).

Medianwärts von der Urniere findet sich je nach dem Geschlecht des Embryo der Hoden oder der Eierstock (*kd*), zu dieser Zeit noch ein kleines, ovales Körperchen. Auch sie besitzen ein eigenes Gekröse, durch das sie mit der Wurzel der Urniere zusammenhängen, ein Mesorchium oder Mesovarium. Solange die Geschlechtsorgane noch ihre Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule einnehmen, verlaufen die sie ernährenden Gefässe genau quer: von der Aorta die Arteria spermatica zum Eierstock oder Hoden, und die Vena spermatica von der Drüse quer herüber zur Vena cava inferior.

Die verschiedenen Ausführgänge liegen zu dieser Zeit an dem Rande der Urnierenfalte dicht zusammen (Fig. 191), und zwar am meisten nach vorn der Müller'sche Gang (*mg*). Weiter nach abwärts nach dem Becken zu nähern sie sich von beiden Seiten der Medianebene (Fig. 191), wobei der Müller'sche Gang (*mg*) eine Strecke weit medial vom Urnierengang (*ug*) und dann nach hinten von ihm zu liegen kommt, so dass er um ihn im Ganzen eine Art von Spiraltour beschreibt. Im kleinen Becken angelangt, legen sich die vier Gänge hinter der Blase (*hbl*) zu einem Bündel, dem Genitalstrang, zusammen, indem sie von den um diese Zeit schon ansehnlich gewordenen Nabelarterien, die von der Aorta auf beiden Seiten der Blase nach oben zum Nabel ziehen, umfasst und gleichsam zu einem Packet zusammengeschnürt werden. Auf einem Durchschnitt durch den Genitalstrang (Fig. 200) finden wir etwas mehr nach vorn und zugleich am weitesten auseinander gelegen die Urnierengänge (*ug*) und etwas hinter ihnen und in der Medianebene ganz dicht zusammengerückt die Müller'schen Gänge (*mg*).

Bei älteren Embryonen entstehen in der Ausbildung des Urogenitalsystems schon äusserlich wahrnehmbare Verschiedenheiten zwischen beiden Geschlechtern, die von Monat zu Monat deutlicher werden. Dieselben gehen aus tiefgreifenden Metamorphosen hervor, welche der ganze Apparat in seinen einzelnen Theilen fort und fort erfährt. Hierbei bilden sich einige ursprünglich sehr ansehnliche Anlagen fast vollständig zurück, andere finden nur im weiblichen, wieder andere nur im männlichen Geschlecht eine Verwendung und gehen im entgegengesetzten Falle zu Grunde. Ausserdem werden die Befunde, welche uns zum Ausgang der Darstellung gedient haben, dadurch erheblich verändert, dass die Geschlechtsorgane ihre ursprüngliche Lage zu beiden Seiten

der Lendenwirbelsäule aufgeben, indem sie weiter nach abwärts in die Beckenhöhle rücken.

Ich beschreibe zuerst die Veränderungen beim männlichen, dann beim weiblichen Geschlecht.

A) Die Umwandlung im männlichen Geschlecht. Descensus testiculorum.

Während der Hoden (Fig. 193 und 194) durch Aufknäuelung der Samencanälchen zu einem ansehnlichen Organe (*h*) wird, bleibt die Urniere (*nh* + *pa*) in ihrem Wachsthum mehr und mehr zurück und bildet sich dabei in ihrem vorderen und in ihrem hinteren Abschnitt in verschiedener Weise um. Der vordere oder Geschlechtstheil der Urniere (*nh*), der sich in der schon früher beschriebenen Weise durch einzelne Canälchen mit den Samenröhrchen in Verbindung gesetzt und dadurch das Rete testis und die Tubuli recti geliefert hat, wandelt sich zu dem Kopf des Nebenhodens (der Epididymis) um. Derselbe zeigt in der zehnten bis zwölften Woche zehn bis zwanzig kurze, quer verlaufende Canälchen, welche jetzt als Vasa efferentia testis zu bezeichnen sind. Sie vereinigen sich in dem gleichfalls noch gerade verlaufenden Urnierengang (Fig. 194), der jetzt zum Samenleiter (*sl*) (Vas deferens) wird. Im vierten bis fünften Monat beginnen die einzelnen Canäle in die Länge zu wachsen und sich dabei aufzuknäueln; die Vasa efferentia erzeugen auf diese Weise die Coni vasculosi, das Anfangsstück des Samenleiters aber den Schwanz des Nebenhodens.

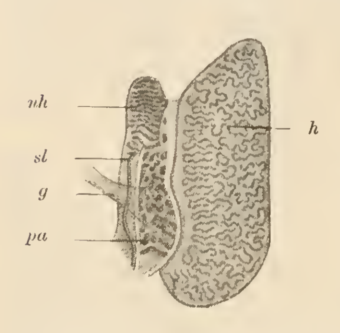


Fig. 193. Die inneren Geschlechtstheile eines männlichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge. Nach Waldeyer. Vergr. 8.

h Hoden; *nh* Nebenhoden (Epididymis, Geschlechtstheil der Urniere); *pa* Paradidymis (Rest der Urniere); *sl* Samenleiter (Urnierengang); *g* gefässführendes Bindegewebsbündel.

Nebenbei sei auch erwähnt, dass nahe der Ausmündung des Samenleiters, während er an der hinteren Fläche der Blase vorbeizieht, im dritten Monat eine kleine Ausstülpung entsteht, welche zu der Samenblase (*s.bl*) wird.

Der hintere Abschnitt der Urniere (*pa*) bildet sich bis auf ganz unbedeutende Reste zurück. Bei älteren Embryonen findet man noch zwischen Samenleiter und Hoden eine Zeit lang kleine, gewundene, meist beiderseits blind endende Canälchen, zwischen welchen auch verödete Malpighi'sche Körperchen vorkommen. Das Ganze bildet einen kleinen, gelblich gefärbten Körper. Beim Erwachsenen sind diese Reste noch mehr verkümmert, sie liefern einerseits die Vasa aberrantia des Nebenhodens, andererseits das von Giraldès entdeckte Organ, die Paradidymis. Letztere besteht, wie Henle beschreibt, aus einer kleinen Anzahl platter, weisser, den Blutgefässen des Samenstrangs anliegender Körper, deren jeder ein Knäuel eines an beiden Enden blinden Röhrchens ist; jedes Röhrchen wird von einem fetthaltigen Epithelium

ausgekleidet und ist an seinen blinden Enden zu unregelmässig gelappten Bläschen ausgeweitet.

Die MÜLLER'schen Gänge (Fig. 194 *mg*) gewinnen im männlichen Geschlecht keine Function und gehen daher als bedeutungslose Gebilde zu Grunde, und zwar verschwinden sie in ihrem mittleren Abschnitt meist spurlos, nachdem sie während des embryonalen Lebens eine Zeit lang als solide Epithelstränge nachweisbar gewesen sind; GASSER beobachtete sogar noch bei einem neugeborenen Knaben einen rudimentären Canal in grösserer Ausdehnung neben dem Samenleiter. Von den beiden Endabschnitten dagegen erhalten sich auch beim erwachsenen Menschen einige Rudimente, die in der descriptiven Anatomie als Uterus masculinus (*um*) und ungestielte Hydatide des Nebenhodens (*hy*) beschrieben werden.

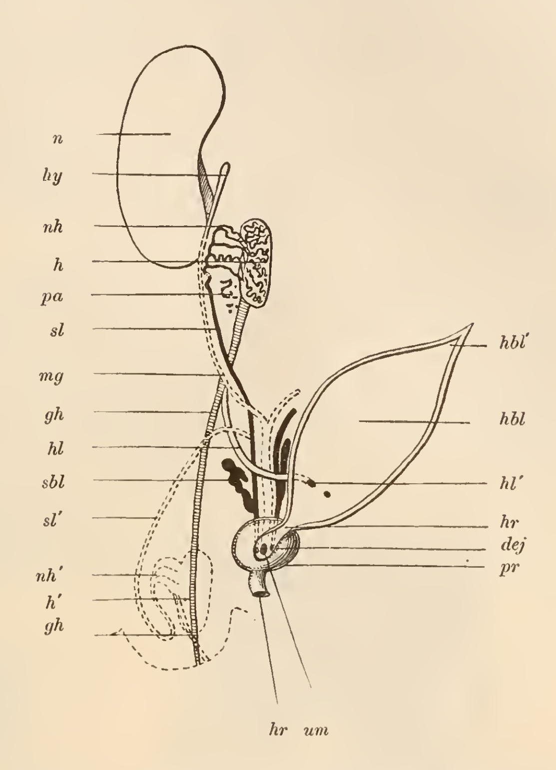


Fig. 194. Schema zur Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane eines Säugethieres aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Figur 191 schematisch dargestellt ist.

Die bestehenbleibenden Theile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Theile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollzogenem Descensus die männlichen Geschlechtstheile einnehmen, ist mit punktirten Linien angedeutet.

n Niere; *h* Hoden; *nh* Nebenhoden; *pa* Paradidymis; *hy* Hydatide des Nebenhodens; *sl* Samenleiter; *mg* rückgebildete MÜLLER'sche Gänge; *um* Uterus masculinus, Rest der MÜLLER'schen Gänge; *gh* HUNTER'sches Leitband; *hl* Harnleiter; *hl'* Einmündung desselben in die Blase; *sbl* Samenblasen; *hbl* Harnblase; *hbl'* oberer Zipfel der Harnblase, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium (Urachus) übergeht; *hr* Harnröhre; *pr* Prostata; *dej* Ausmündung der Ductus ejaculatorii.

Die Buchstaben *nh'*, *h'*, *sl'* bezeichnen die Lage der einzelnen Organe nach erfolgtem Descensus.

In den Uterus masculinus (*um*) gehen die hinteren Endstücke der beiden MÜLLER'schen Gänge über, die, in den Genitalstrang eingeschlossen, dicht neben einander liegen. Durch Schwund der sie trennenden Scheidewand vereinigen sie sich zu einem unpaaren, kleinen Schlauche, welcher zwischen der Ausmündung der beiden Samenleiter an der Prostata gelegen ist und daher auch noch den Namen des Sinus prostaticus führt. Beim Menschen ausserordentlich unscheinbar, gewinnt er bei manchen Säugethieren, bei Carnivoren und Wiederkäuern (WEBER)

eine bedeutende Grösse und sondert sich in ähnlicher Weise, wie beim Weibe, in einen Scheiden- und einen Gebärmuttertheil.

Die ungestielte Hydatide (*hy*) entwickelt sich aus dem anderen Ende des MÜLLER'schen Ganges; sie ist ein kleines Bläschen, das dem Nebenhoden ansitzt, im Innern von flimmerndem Cylinderepithel ausgekleidet wird und sich in einen kleinen, gleichfalls flimmernden Canal fortsetzt. An einer Stelle besitzt sie eine kleine Oeffnung, welche von WALDEYER mit einem Tubenpavillon en miniature verglichen worden ist.

Um das Bild der Entwicklung der Geschlechtsorgane zu vervollständigen, ist jetzt noch der erheblichen Lageveränderungen zu gedenken, welche der Hoden nebst den ihm angefügten Rudimenten eingeht. Von Alters her fasst man dieselben unter dem Namen des Descensus testiculorum zusammen.

Ursprünglich liegen die Hoden (Fig. 194 *h*), wie oben schon gesagt, neben der Lendenwirbelsäule in der Bauchhöhle. Im dritten Monat finden wir sie schon im grossen Becken, im fünften und sechsten an der Innenseite der vorderen Bauchwand, dicht am inneren Leistenring (Fig. 195). In Folge dieser Lageveränderungen haben auch die ernährenden Gefässe, die erst quer verliefen, ihre Richtung verändert und steigen nun, da ihr ursprünglicher Ansatz an der Bauch-Aorta und an der unteren Hohlvene derselbe bleibt, in schräger Richtung von unten nach oben empor. Wie erklärt sich dieser Ortswechsel?

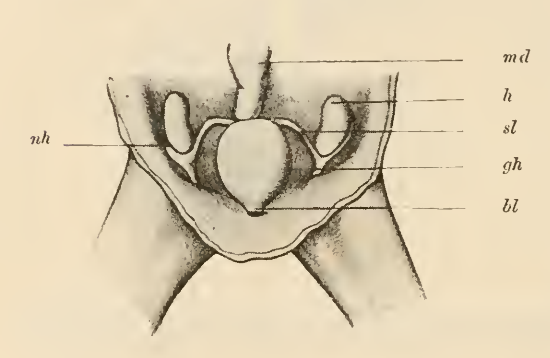


Fig. 195. Menschlicher Embryo aus dem fünften Monat. Natürl. Grösse. Nach BRAMANN. *md* Mastdarm; *h* Hoden; *nh* Nebenhoden; *sl* Samenleiter; *gh* HUNTER'sches Leitband (Gubernaculum Hunteri) mit Processus vaginalis peritonei; *bl* Blase mit Lig. vesico-umbilicale medium.

Ich erwähnte bereits das Leistenband oder das Gubernaculum Hunteri (Fig. 194 und 195 *gh*), welches die Urniere oder, wenn diese geschwunden ist, den Hoden mit der Leistengegend in Verbindung setzt. Dasselbe ist mittlerweile zu einem kräftigeren Bindegewebsstrang geworden, in welchem auch glatte Muskelzellen liegen. Mit seinem oberen Ende sitzt es am Kopf des Nebenhodens (*nh*) an, mit seinem unteren Ende durchbohrt es die Bauchwand, um sich in der Lederhaut der Leistengegend zu befestigen. Offenbar spielt nun dieses Band eine Rolle bei der Lageveränderung der Geschlechtsorgane. Früher glaubte man, dass es auf die Hoden einen Zug ausübe, wobei man auf die in ihm enthaltenen glatten Muskelfasern hinwies oder eine Verkürzung des Bindegewebsstranges durch allmähliche Schrumpfung annahm. Auf diese Weise aber kann der sehr bedeutende Ortswechsel unmöglich zu Stande gekommen sein. Mit Recht sucht man daher die Wirksamkeit des Bandes in einer anderen Weise, ohne Annahme einer activen Verkürzung oder eines durch Muskelkraft ausgeübten Zuges, zu erklären. Es handelt sich hierbei einfach um ungleiche Wachsthumsvorgänge. Wenn von mehreren in einer und derselben Körperregion ursprünglich neben ein-

ander gelegenen Organen einige in späteren Monaten des embryonalen Lebens weniger an Grösse zunehmen, andere dagegen ausserordentlich in die Länge wachsen, so wird die natürliche Folge davon sein, dass die rascher wachsenden an den langsamer wachsenden Theilen sich vorbeischieben. Wenn nun in unserem Falle die in der Lenden- und Beckengegend gelegenen Skelettheile mit ihrer Musculatur sich strecken, während das HUNTER'sche Leitband nicht mitwächst und daher klein bleibt, so muss es, da sein eines Ende in der Haut der Leistengegend, das andere an dem Hoden festgeheftet ist, den Hoden als den verschiebbaren Theil nothwendiger Weise nach unten herabziehen; es zieht ihn zuerst allmählich in die Beckenhöhle und schliesslich, wenn die anderen Theile noch grösser geworden sind, wenn dabei auch die Bauchwand um ein Vielfaches dicker geworden ist, in die Nähe des inneren Leistenringes (Fig. 195).

Noch bedeutender wird der Ortswechsel des Hodens in Folge eines zweiten Vorganges, welcher schon im dritten Monat beginnt. Es bildet sich nämlich an der Stelle, wo das HUNTER'sche Band die Bauchwand durchsetzt, eine Ausstülpung des Bauchfells, der Scheidenfortsatz oder Processus vaginalis peritonei (Fig. 196 *A*). Dieser durchbohrt allmählich die Bauchwand und dringt in eine Hautfalte hinein, welche sich in der Schamgegend entwickelt, wie in einem späteren Abschnitt gezeigt werden wird (siehe Figur 203 *gw*). Die Oeffnung der bruchsackartigen Ausstülpung, welche in die Leibeshöhle führt, nennt man den inneren Leistenring (*lr*), den die Bauchmusculatur durchbohrenden Abschnitt den Leistencanal und das in der Hautfalte sich ausweitende blinde Ende den Hodensack.

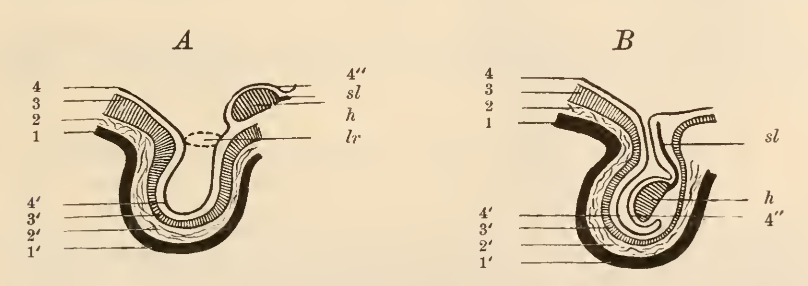


Fig. 196. Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Descensus und der Hüllbildung des Hodens.

A Der Hoden liegt in der Nähe des inneren Leistenringes. *B* Der Hoden ist in den Hodensack eingetreten.

1 Bauchhaut; 1′ Scrotum mit Tunica dartos; 2 oberflächliche Bauchfascie; 2′ COOPER'sche Fascie; 3 Muskelschicht und Fascia transversa abdominis; 3′ Tunica vaginalis communis mit Cremaster, 4 Bauchfell; 4′ parietales Blatt der Tunica vaginalis propria; 4″ Bauchfellüberzug des Hodens oder viscerales Blatt der Tunica vaginalis propria.

lr Leistenring; *h* Hoden; *sl* Samenleiter.

Bei seiner Wanderung senkt sich der Hoden (Fig. 196 *B*) auch noch in diese Bauchfelltasche hinein, wobei es dahingestellt sein mag, ob das HUNTER'sche Band hierauf einen Einfluss ausübt oder nicht. Im achten Monat erfolgt gewöhnlich der Eintritt in den Leistencanal, im neunten Monat in den Hodensack, so dass am Ende des embryonalen Lebens der Descensus in der Regel vollendet ist. Es schliesst sich dann der Leistencanal durch Verwachsung seiner Wandungen; dadurch

kommt der Hoden in einen von der Bauchhöhle abgeschnürten, allseitig geschlossenen Beutel zu liegen.

Durch die eben gegebene Entwicklungsskizze werden auch die verschiedenen Hüllbildungen des Hodens verständlich werden. Da die Höhle, welche ihn birgt, nichts anderes ist als ein abgetrennter Theil der Leibeshöhle, so versteht es sich von selbst, dass sie vom Bauchfell ausgekleidet wird (Fig. 196 4'). Dasselbe stellt die sogenannte Tunica vaginalis propria dar, an der wir gerade ebenso wie am Bauchfell ein die Wand des Säckchens bedeckendes parietales Blatt (4') und ein den Hoden überziehendes viscerales Blatt (4'') zu unterscheiden haben. Nach aussen davon folgt die gemeinsame Scheidenhaut, die Tunica vaginalis communis (3'); sie ist die ausgestülpte und dabei ausserordentlich verdünnte Muskel- und Fascienschicht (3) der Bauchwand. Sie enthält in Folge dessen auch einzelne Muskelfasern mit eingeschlossen, die von dem Musculus transversus abdominis abstammen und den Aufhängemuskel des Hodens oder Cremaster bilden.

In dem Descensus testiculorum, der sich normaler Weise beim Menschen bis zum Ende des embryonalen Lebens vollzogen haben soll, können unter Umständen Störungen eintreten und eine abnorme Lagerung des Hodens hervorrufen, welche unter dem Namen des Kryptorchismus bekannt ist. Der Descensus bleibt ein unvollständiger. Dann finden sich bei neugeborenen Kindern die Hoden entweder in der Leibeshöhle gelagert, oder sie stecken noch in der Bauchwand, im Leistencanal. In Folge dessen fühlt sich der Hodensack klein, welk und schlaff an.

Man bezeichnet derartige Anomalieen als Hemmungsmissbildungen, da sie ihre Erklärung in Entwicklungsvorgängen finden, welche nicht zu ihrem regelrechten Abschluss gelangt sind.

B) Die Umwandlung im weiblichen Geschlecht. Descensus ovariorum.

Die Umbildung der primitiven embryonalen Anlage beim weiblichen Geschlecht ist in vielen Beziehungen eine entgegengesetzte wie beim Manne, insofern Theile, die hier Verwendung finden, dort rudimentär werden, und umgekehrt (vergleiche Schema 191, 194 und 197 unter einander!). Während beim Manne der Urnierengang zum Samenleiter wird, übernimmt beim Weibe der Müller'sche Gang (Fig. 197 *t*, *ut*, *sch*) die Function, die Eier nach aussen zu führen; der Urnierengang (*ug*) aber und die Urniere (*ep*, *pa*) verkümmern.

Der Urnierengang ist bei älteren menschlichen Embryonen weiblichen Geschlechts noch als ein unscheinbares Gebilde im breiten Mutterbande und zur Seite der Gebärmutter nachzuweisen; beim Erwachsenen ist er in der Regel ganz geschwunden bis auf den Endabschnitt, der als ausserordentlich enges Canälchen am Hals der Gebärmutter, in die Substanz derselben eingeschlossen, entlang zieht und nur auf Querschnitten nachweisbar ist (Beigel, Dohrn). Bei manchen Säugethieren, wie den Wiederkäuern, Ungulaten und Schweinen, bleiben die Urnierengänge auch später noch in verkümmertem Zustande bestehen und sind hier unter dem Namen der Gartner'schen Canäle bekannt.

An der verkümmernden Urniere ist, wie beim Manne,

ein vorderer und ein hinterer Abschnitt zu unterscheiden (Waldeyer).

Der vordere Abschnitt (Fig. 197 *ep*, 198 *ep*) oder der Geschlechtstheil der Urniere, der beim Manne zum Nebenhoden wird, erhält sich auch beim Weibe als ein Organ ohne Function und wird hier zu dem Nebeneierstock (*ep*), der die erste genaue Beschreibung von Kobelt erfahren hat (Parovarium oder Epoophoron Waldeyer's). Er liegt im breiten Mutterbande (Fig. 198) zwischen Eierstock (*ei*) und dem Müller'schen Gang (*t*) und besteht aus einem Längscanal (*ug*), dem Rest vom oberen Ende des Urnierenganges, und aus 10 bis 15 quer verlaufenden Canälchen (*ep*). Diese sind anfangs gerade gestreckt, knäueln sich später (Fig. 199 *ep*) in ähnlicher Weise auf, wie die Canäle beim Manne, welche sich zu den Coni vasculosi umgestalten. Der Vergleich zwischen Nebeneierstock und Nebenhoden lässt sich noch weiter durchführen. Wie aus letzterem beim Manne Canälchen in die Hodenrinde gewuchert sind, die sich in das Rete testis und die Tubuli recti sondern, so finden sich auch im weiblichen Geschlecht Canäle, die vom Parovarium ausgehen, in die Marksubstanz des Eierstocks selbst eintreten und hier die früher beschriebenen Markstränge bilden.

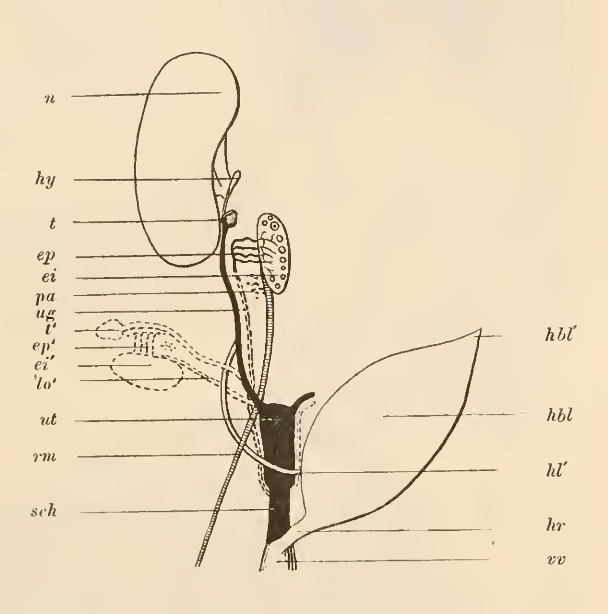


Fig. 197. Schema zur Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane eines Säugethiers aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Figur 191 schematisch dargestellt ist.

Die bestehen bleibenden Theile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Theile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollzogenem Descensus die weiblichen Geschlechtstheile einnehmen, ist mit punktirten Linien angedeutet.

n Niere; *ei* Eierstock; *ep* Epoophoron; *pa* Paroophoron; *hy* Hydatide; *t* Tube (Eileiter); *ug* Urnierengang; *ut* Uterus; *sch* Scheide; *hl* Harnleiter; *hbl* Harnblase; *hbl'* oberer Zipfel derselben, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium übergeht; *hr* Harnröhre; *vv* Scheidenvorhof; *rm* rundes Mutterband (Leistenband der Urniere); *lo'* Ligamentum ovarii

Die Buchstaben *t'*, *ep'*, *ei'*, *lo'* bezeichnen die Lage der Organe nach erfolgtem Descensus.

Der hintere Abschnitt der Urniere, der beim Manne (Fig. 193 und 194 *pa*) die Paradidymis und die Vasa aberrantia liefert, verkümmert beim Weibe (Fig. 197 *pa*) in ganz ähnlicher Weise zum Paroophoron und ist beim menschlichen Embryo längere Zeit noch als ein gelblicher Körper (Fig. 198 *pa*) zu erkennen, der medianwärts vom Nebeneierstock

(*ep*) im breiten Mutterband gelegen und aus kleinen, gewundenen, flimmernden Canälchen (*pa*) und einzelnen, in Rückbildung begriffenen Gefässknäueln (*mk*) zusammengesetzt ist. Beim Erwachsenen sind auf ihn einzelne Canäle und cystenartige Bildungen zurückzuführen, die in den breiten Mutterbändern oft dicht an der Gebärmutter aufgefunden werden.

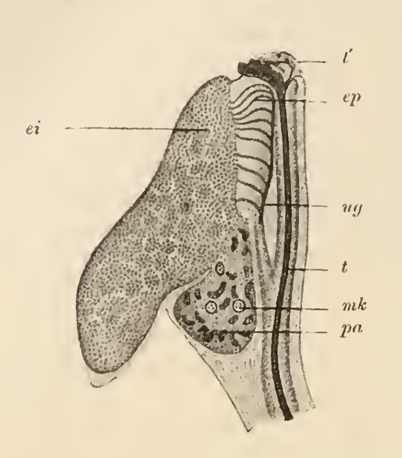


Fig. 198. Innere Geschlechtstheile eines weiblichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge 10 mal vergrössert. Nach WALDEYER.

ei Eierstock; *t* MÜLLER'scher Gang oder Eileiter (Tuba); *t'* Ostium abdominale tubae; *ep* Epoophoron (= Nebenhoden des Mannes. Geschlechtstheil der Urniere); *ug* Urnierengang (Samenleiter des Mannes); *pa* Paroophoron (Paradidymis des Mannes. Rudiment der Urniere); *mk* MALPIGHI'scher Körper.

Sehr einschneidende Umbildungen erfahren die beiden MÜLLER'schen Gänge (Fig. 191 *mg*), die von Anfang an im Rande der Bauchfellfalte liegen, welche zur Aufnahme des Eierstocks dient und dann später zu den breiten Mutterbändern wird. Schon früher wurde von ihnen erwähnt, dass sie beim Eintritt in das kleine Becken sich der Medianebene nähern und zum Genitalstrange vereinigen. Wir

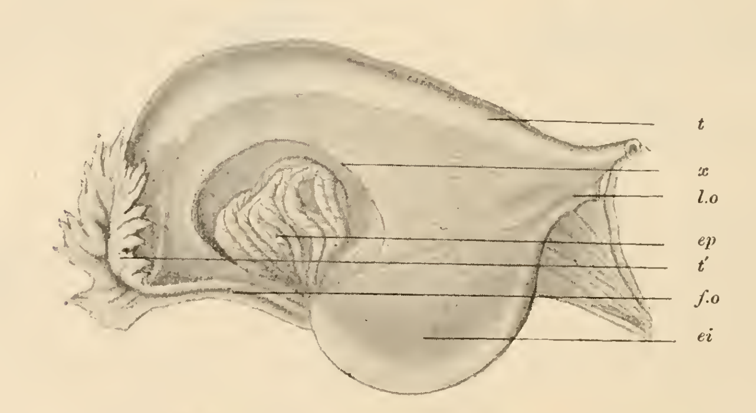


Fig. 199. Breites Mutterband mit Eierstock und Eileiter im ausgebildeten Zustand, von hinten gesehen.

ei Eierstock; *t* Eileiter; *t'* Ostium abdominale tubae mit Fimbrien; *f.o* Fimbria ovarii; *l.o* Ligamentum ovarii; *x* ein Stück des Bauchfellüberzugs ist wegpräparirt, um das Epoophoron *ep* (Nebeneierstock) zu sehen.

können daher an ihnen zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden, den im Genitalstrang eingeschlossenen und den im Rand der breiten Mutterbänder gelegenen. Der letztere wird zum Eileiter mit dem Tubentrichter (der Tuba Fallopiae) (Fig. 197 *t*, 198, 199 *t*, *t'*). Hierbei scheint das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges, das beim Embryo weit nach vorn reicht und hier in das Zwerchfellsband der Urniere einge-

schlossen ist, rückgebildet zu werden, während die bleibende Oeffnung (Fig. 197 *t* u. Fig. 198 *t'*) wahrscheinlich ganz neu entsteht. Auf den vorderen rückgebildeten Theil ist vielleicht — es handelt sich hier um noch nicht ganz klar gelegte Verhältnisse — die MORGAGNI'sche Hydatide zurückzuführen (Fig. 197 *hy*). Dieselbe ist ein kleines Bläschen, das durch einen längeren oder kürzeren Stiel mit einer Franze vom Trichter des Eileiters verbunden ist.

Aus dem im Genitalstrang eingeschlossenen Theil (Fig. 191 *mg*) der MÜLLER'schen Gänge bilden sich, wie THIERSCH und KÖLLIKER für Säugethiere und später DOHRN, TOURNEUX und LEGAY für den Menschen gezeigt haben, die Gebärmutter und die Scheide (Fig. 197 *ut.* u. *sch*), und zwar durch einen Verschmelzungsprocess, der sich beim Menschen im zweiten Monat vollzieht. Wenn die MÜLLER'schen Gänge (Fig. 200 *mg*) dicht zusammengerückt sind, verdünnt sich zwischen ihnen die Scheidewand und reisst zuerst in der Mitte des Genitalstrangs ein. So entwickelt sich aus ihnen durch Weitergreifen des Processes ein einfacher Schlauch (der Sinus genitalis), der auch im männlichen Geschlecht als rudimentäres Organ angelegt wird und der bereits erwähnte Sinus prostaticus oder Uterus masculinus ist (Fig. 194 *u.m*). Beim Weibe beginnt er sich im sechsten Monat in Gebärmutter und Scheide zu sondern. Der obere die Eileiter aufnehmende Abschnitt erhält sehr dicke und musculöse Wandungen und eine enge Höhlung und grenzt sich nach abwärts durch einen einspringenden ringförmigen Wulst, der zur Vaginalportion wird, gegen den unteren Abschnitt, die Scheide, ab, die geräumiger bleibt und eine dünnere Wandung besitzt.

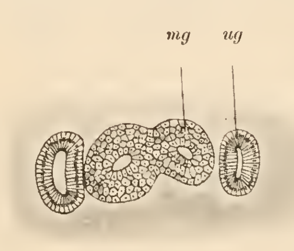


Fig. 200. Querschnitt durch den Genitalstrang. Nach TOURNEUX und LEGAY. Der Querschnitt zeigt die Verschmelzung der MÜLLER'schen Gänge *mg*; *ug* Urnierengänge.

Gleich dem Hoden haben auch die Eierstöcke einen nicht unbeträchtlichen Ortswechsel durchzumachen: den Descensus ovariorum (Fig. 197 *ei'*, *t'*), welcher dem Descensus testiculorum entspricht. Zur Zeit, wo die Urniere zu schwinden beginnt, rücken die Eierstöcke schon im dritten Monat des embryonalen Lebens von der Gegend der Lendenwirbelsäule in das grosse Becken hinab, wo man sie median vom Musculus psoas findet. Wahrscheinlich wirkt auch auf diese Lageveränderung das schon oben beschriebene, dem weiblichen Geschlecht gleichfalls nicht fehlende Leistenband der Urniere hin. (Fig. 197 *rm.*) Dasselbe sondert sich, wie kürzlich WIEGER gezeigt hat, in drei verschiedene Abschnitte dadurch, dass es eine feste Verbindung mit den MÜLLER'schen Gängen an der Stelle gewinnt, wo sie sich zum Geschlechtsstrang an einander legen. Der oberste Abschnitt wird zu einem Zug glatter Muskelfasern, der vom Parovarium ausgehend im Hilus des Eierstocks eingebettet ist; derselbe setzt sich in den zweiten Abschnitt oder das Ligamentum ovarii (*lo'*) und dieses in das runde Mutterband (*rm*) fort (Ligamentum teres uteri). Aus dem dritten am mächtigsten entwickelten Abschnitt des Leistenbandes hervorgegangen, reicht es vom oberen Ende des Genitalstrangs bis zur Leistengegend. Hier findet

sich, wie im männlichen Geschlecht, gewöhnlich eine kleine Ausstülpung des Bauchfells, der Processus vaginalis peritonei, welcher sich zuweilen noch als Diverticulum Nuckii beim Erwachsenen erhält und dann Ursache für Bildung von Leistenbrüchen auch im weiblichen Geschlecht werden kann. An dieser Stelle dringt das runde Mutterband durch die Bauchwand hindurch und endet in der äusseren Haut der grossen Schamlippen.

In seinen letzten Stadien vollzieht sich der Descensus beim Weibe in einer anderen Weise als beim männlichen Geschlecht. Denn anstatt wie die Hoden nach der Leistengegend vorzurücken, senken sich vielmehr die Eierstöcke, wenn die Entwicklung eine normale ist, im neunten Monat in das kleine Becken hinein. Hier sind sie zwischen Blase und Mastdarm in das breite Mutterband eingeschlossen, welches sich aus den Bauchfellfalten entwickelt, in welche ursprünglich Urniere, Eierstöcke und Müller'sche Gänge eingebettet sind.

Auf dieses letzte Stadium des Descensus beim Weibe kann natürlich nicht das runde Mutterband von Einfluss sein, da es nur einen Zug nach der Leistengegend hin, wo sein Ansatzpunkt ist, ausüben kann. Das Herabsteigen in das kleine Becken scheint vielmehr dadurch, dass der untere Abschnitt der Müller'schen Gänge sich zur Gebärmutter umwandelt, bedingt zu sein. Sind doch die Eierstöcke auch mit der Gebärmutter durch einen derben Bindegewebsstrang, das Ligamentum ovarii, verbunden.

In seltenen Ausnahmefällen können im weiblichen Geschlecht die Eierstöcke fortfahren, ihre Lage in einer dem Mann entsprechenden Weise zu verändern. Sie wandern dann nach der Leistengegend hin bis zum Eingang in den Scheidenfortsatz (Diverticulum Nuckii); zuweilen machen sie hier in ihrer Vorwärtsbewegung Stillstand; ab und zu aber treten sie noch weiter in die Bauchwand durch den Leistencanal ein; ja sie können, wie in mehreren Fällen beobachtet worden ist, ganz durch die Bauchwand hindurchdringen und sich schliesslich in die grossen Schamlippen einbetten. Diese gewinnen dann eine sehr grosse Aehnlichkeit mit dem Hodensack des Mannes.

h) Die Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile.

Das Capitel, welches über Harn- und Geschlechtsorgane handelt, ist wohl der geeigneteste Ort, um gleich auf die Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane mit einzugehen, obwohl dieselben nicht aus dem mittleren, sondern theils aus dem äusseren, theils aus dem inneren Keimblatt ihren Ursprung nehmen. Um eine erschöpfende Darstellung derselben zu geben, müssen wir auf ziemlich frühe Entwicklungsstufen zurückgreifen, nämlich auf die Zeit, wo sich beim Embryo die Wolff'schen und die Müller'schen Gänge anlegen. In dem vordersten Bereich des Embryo zuerst entstanden, wachsen sie nach hinten bis zum Enddarm und senken sich daselbst in die Allantois ein. Diese ist, wie wir im ersten Theil des Lehrbuchs (Fig. 112, 3 u. 4 *al*) gesehen haben, ein Organ, welches aus der vorderen Wand des Enddarms durch Ausstülpung hervorgeht. Bei den meisten Säugethieren (Fig. 114 *al* u. 122 *Alc*) erreicht sie während des embryonalen Lebens eine ganz ausserordentliche Entfaltung, indem sie aus der Leibeshöhle nach aussen wuchert, zwischen die übrigen Eihäute dringt und sich zu einer grossen Blase ausweitet, welche die vom Embryo ausgeschiedene

Harnflüssigkeit aufnimmt. Ihr in der Leibeshöhle gelegener Theil bleibt dagegen eng. Das Endstück desselben, welches den Wolff'schen und Müller'schen Gang aufnimmt, heisst Sinus urogenitalis (Fig. 191 *s.ug* u. 201 *ug.*), eine Bildung, welche uns bei der Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile noch mehrfach beschäftigen wird.

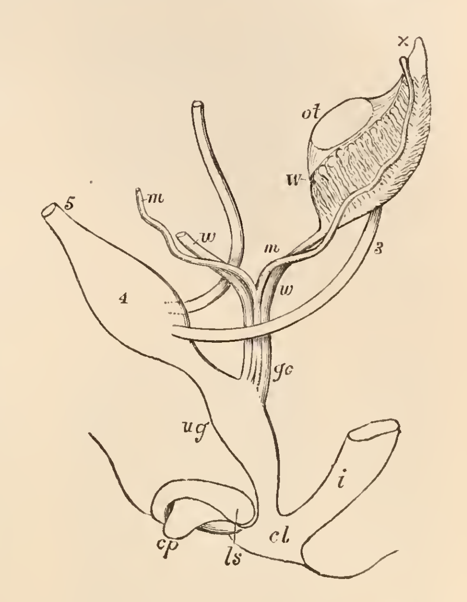


Fig. 201. Schema der Urogenitalorgane eines Säugethieres aus frühem Stadium. Nach Allen Thomson, aus Balfour.

Die Theile sind vorzugsweise im Profil, der Müller'sche und der Urnierengang aber von vorn gesehen dargestellt.

3 Ureter; 4 Harnblase; 5 Urachus; *ot* Keimdrüse (Eierstock oder Hoden); *W* linke Urniere; *x* Zwerchfellsband der Urniere; *w* Urnierengang; *m* Müller'scher Gang; *gc* Genitalstrang, aus den von gemeinsamer Scheide umschlossenen Wolff'schen und Müller'schen Gängen bestehend; *i* Mastdarm; *ug* Urogenitalsinus; *cp* Geschlechtshöcker, der zur Clitoris oder zum Penis wird; *ls* Geschlechtswülste, aus der die grossen Schamlippen oder der Hodensack hervorgehen.

Sinus urogenitalis und Enddarm vereinigen sich zu einem kurzen, unpaaren Abschnitt, der Cloake (Fig. 201 *cl*), einer kleinen Grube, die sich nach aussen an der Körperoberfläche öffnet und bei sehr vielen Wirbelthieren, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und den niedersten Säugethieren, den Monotremen, während des ganzen Lebens bestehen bleibt, während sie bei den übrigen Säugethieren nur embryonal angelegt wird. Im ersten Falle werden an ihr die gesammten Abscheidungsproducte des Körpers nach aussen geführt, aus dem Enddarm die Fäcalmassen, aus dem Sinus urogenitalis die Harnflüssigkeit und die männlichen oder weiblichen Geschlechtsproducte.

Was nun die Verhältnisse beim Menschen insbesondere anbetrifft, so bleibt bei ihm die Allantois sehr klein (Fig. 112 5, *al*) und besitzt nur im Bereich der Leibeshöhle einen Hohlraum, während im Nabelstrang und zwischen den übrigen Eihäuten allein ihr bindegewebiger Theil nebst den Blutgefässen weiter wuchert und an der Entwicklung des Mutterkuchens in hervorragendem Maasse Theil nimmt. Im zweiten Monat geht ihr hohler, der vorderen Bauchwand anliegender Abschnitt in einen spindeligen Körper über (Fig. 201 4). Die mittlere Erweiterung desselben wird zur Harnblase (4); seine Verlängerung nach oben, die bis zum Nabel reicht, wird als Urachus (5) bezeichnet, das andere Ende (*ug*) ist der Sinus urogenitalis. Der Urachus verkümmert gegen Ende des embryonalen Lebens und liefert einen Bindegewebsstrang, das Ligamentum vesico-umbilicale medium, welches von dem Scheitel der Blase (Fig. 191 *h.bl'*) bis zum Nabel führt und im ersten Lebensjahre häufig noch einen Epithelstrang, einen Rest der ursprünglichen Epithelröhre, einschliesst.

An der hinteren Fläche der Harnblase (4) münden beim Erwachsenen bekanntlich dicht bei einander die beiden Harnleiter ein (Fig. 201 3 und

191 *hl'*). Bei sehr jungen Embryonen ist dies anfänglich nicht der Fall, denn die beiden Harnleiter entstehen ja aus dem Anfangsstück des Urnierenganges, und dieser mündet in den Sinus urogenitalis ein. Bald aber ändert sich dieses Verhältniss dadurch, dass der Harnleiter sich vom Urnierengang abspaltet, selbständig an der hinteren Wand des Sinus urogenitalis zur Ausmündung gelangt und sich später immer weiter von ihm entfernt, indem er gleichsam an der hinteren Blasenwand mit seiner Oeffnung höher hinaufrückt. Wie den Ortswechsel der Geschlechtsdrüsen, haben wir uns auch diese Lageveränderung durch Wachsthumsvorgänge entstanden zu denken, in der Weise, dass die erst kleine Strecke zwischen Urnierengang und Harnleiter sich durch starkes Wachsthum besonders vergrössert und dadurch das scheinbare Emporwandern der Harnleiteröffnung veranlasst.

In der sechsten Woche geht die Cloake beim Menschen Veränderungen ein, die mit der Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile zusammenhängen. Die auf früheren Stadien (Fig. 202 *A*) spaltförmig erscheinende Grube wird später (202 *B*) erstens von einer ringförmigen Falte, dem Geschlechtswulst, umgeben (*gw*), zweitens entsteht in ihrem vorderen Bereiche eine Wucherung des Bindegewebes, welche den nach aussen vorspringenden Geschlechtshöcker (*gh*) erzeugt. An seiner untern Fläche bildet sich gleichzeitig eine Rinne (*gr*), die nach abwärts sich bis zur Cloake erstreckt und gleichsam die Verlängerung derselben darstellt. In den nächsten Wochen der Entwicklung springt der Höcker noch mehr nach aussen hervor und gestaltet sich dabei zu dem Geschlechtsglied um, welches ursprünglich beiden Geschlechtern in gleicher Weise zukommt; dabei vertieft sich auch die Rinne (*gr*) an seiner unteren Fläche immer mehr und wird links und rechts von vorspringenden Faltungen der Haut, den Geschlechtsfalten (*gf*), umgeben. (Vergleiche auch die Schemata Fig. 191 *gh gw. cl'* und Fig. 201 *cp. ls. cl.*)

Hieran schliessen sich Veränderungen (Fig. 203 *M* u. *W*), durch welche die Cloake in zwei hinter einander gelegene Oeffnungen, in den After (*a*) und in eine besondere Harn-Geschlechtsöffnung (*ug*) getrennt wird. Es beginnt nämlich die Scheidewand (Fig. 201), durch welche in der Tiefe der Sinus urogenitalis und die Oeffnung des Mastdarms gegen einander abgegrenzt sind, nach aussen vorzuwuchern, wobei gleichzeitig auch an der Seitenwand der Cloake Falten entstehen und sich mit ihr vereinigen. So bildet sich ein dünnes Häutchen (Fig. 203 *d*) aus, welches eine hintere Oeffnung (*a*), den After, von einer vorderen, dem Eingang zum Sinus urogenitalis (*ug*) abschliesst. Indem dasselbe sich bis zum Ende des embryonalen Lebens verdickt, drängt es die beiden Oeffnungen schliesslich weit aus einander und bildet zwischen ihnen den sogenannten Damm (Fig. 203 *M* u. *W*d.*). Hierbei rückt der After (*a*) ganz aus dem Bereich des oben erwähnten Geschlechtswalles (Fig. 202 *gw*) heraus.

Bis zu Anfang des 4. Monats sind die Entwicklungsvorgänge der äusseren Geschlechtstheile bei männlichen und weiblichen Embryonen in jeder Beziehung dieselben. Dann treten zwischen ihnen immer grössere Verschiedenheiten hervor.

Beim Weibe (Fig. 203 *W* u. *W**) sind im Ganzen die Umbildungen der ursprünglich gemeinsamen embryonalen Grundanlage nur geringfügiger Art; der Geschlechtshöcker wächst nur noch langsam weiter und wird zum weiblichen Glied, der Clitoris (*cl*). Sein vorderes

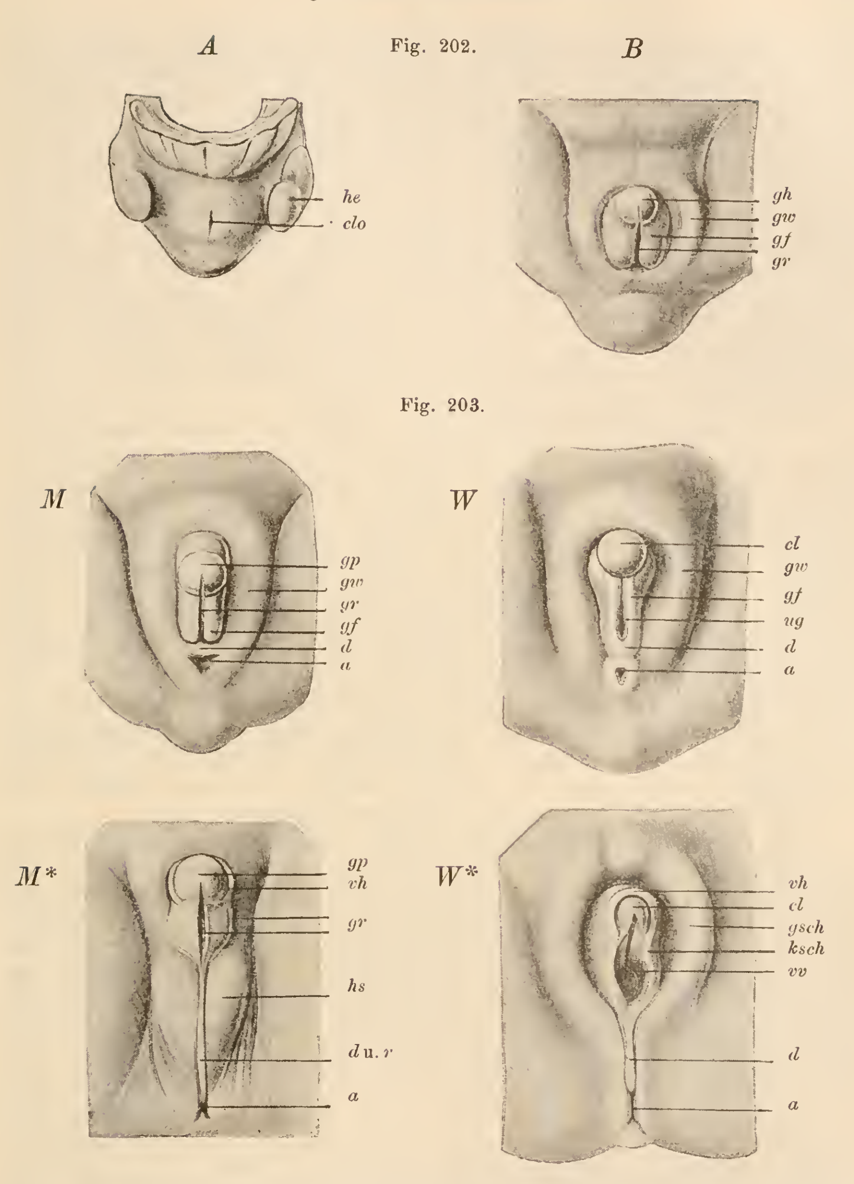


Fig. 202 und 203. 6 Stadien zur Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane im männlichen und im weiblichen Geschlecht. Nach ECKER-ZIEGLER'schen Wachsmodellen.

Figur 202 ***A*** und ***B***. 2 Stadien, in denen eine Geschlechtsverschiedenheit noch nicht zu erkennen ist. ***B*** von einem 8 Wochen alten Embryo.

Figur 203. Die beiden Stadien ***M*** und ***M**** von $2^1/_2$ u. 3 Monate alten Embryonen zeigen die Umbildung der ursprünglichen Anlage im männlichen Geschlechte. Die Stadien ***W*** und ***W**** stellen die Umbildung im weiblichen Geschlecht dar. ($2^1/_2$ u. $4^1/_2$ Monat.)

Für alle Figuren gelten dieselben Bezeichnungen.

he Hintere Gliedmaasse; *clo* Cloake; *gh* Geschlechtshöcker; *gf* Geschlechtsfalte; *gr* Geschlechtsrinne; *gw* Geschlechtswülste; *gp* (Glans penis) Eichel; *cl* Clitoris; *d* Damm; *a* After; *ug* Eingang zum Sinus urogenitalis oder Vestibulum vaginae; *vv* Vestibulum vaginae (Scheidenvorhof); *vh* Vorhaut; *hs* Hodensack; *d* u. *r* Raphe perinei und scroti; *gsch* grosse Schamlippen (labia maiora); *ksch* kleine Schamlippen (labia minora).

Ende beginnt sich zu verdicken und von dem übrigen Körper als Eichel abzusetzen. Um dieselbe schlägt sich durch einen Faltungsprocess der Haut eine Art von Vorhaut (das Praeputium clitoridis) (Fig. 203 *W* vh*) herum. Die beiden Geschlechtsfalten (*W gf*), welche die Rinne an der untern Fläche des Geschlechtshöckers begrenzt haben, nehmen beim Weibe eine stärkere Entwicklung als beim Manne und gestalten sich zu den kleinen Schamlippen (Labia minora) um (*W*ksch*). Der Zwischenraum zwischen ihnen (*W ug*), oder der Sinus urogenitalis, welcher den Ausführgang der Harnblase und die durch Verschmelzung der Müller'schen Gänge gebildete Scheide aufnimmt, heisst nun Scheidenvorhof oder Vestibulum vaginae (*W*vv.*). Die Geschlechtswülste (*W gw*) werden beim Weibe durch Einlagerung von Fettgewebe sehr voluminös und gehen auf diese Weise in die grossen Schamlippen (Labia majora) über (*W*g.sch*).

Viel tiefgreifendere Umwandlungen haben die entsprechenden Anlagen beim männlichen Geschlechte durchzumachen (Fig. 203 *M* u. *M**). Durch ein ausserordentlich starkes Längenwachsthum gestaltet sich der Geschlechtshöcker zum männlichen Glied oder dem Penis um, welcher der Clitoris des Weibes entspricht. Wie diese besitzt er eine vordere, knopfartige Anschwellung, die Eichel (*M gp*), welche von einer Hautfalte, dem Praeputium (*M*vh*), umfasst wird. Der Sinus urogenitalis, der beim Weibe als Scheidenvorhof kurz und weit bleibt, geht beim Manne durch Verwachsungsprocesse in einen langen, engen Canal, die Harnröhre, über. Es geschieht dies dadurch, dass die Furche an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers (*M gr*) sich bei der Entwicklung desselben mit in die Länge auszieht und gleichzeitig vertieft, und dass die sie einfassenden Geschlechtsfalten (*gf*) weiter vorspringen, sich schon im vierten Monat mit ihren Rändern eng aneinanderlegen (*M**) und zu verschmelzen beginnen.

Der Anfang der Harnröhre erfährt frühzeitig (zweiter Monat) Veränderungen, durch welche die Vorsteherdrüse oder Prostata gebildet wird (Fig. 194 *pr*). Die Wandungen nämlich verdicken sich beträchtlich, erhalten glattes Muskelgewebe und stellen einen ringförmigen Wulst dar, in welchen vom Epithel des Rohrs Ausstülpungen hineindringen und durch ihre Verästelungen die drüsigen Partien des Organes liefern. An der hinteren Wand desselben finden sich, wie bekannt, die Ausmündungen der Samenleiter (*dej*) und zwischen ihnen der Sinus prostaticus oder Uterus masculinus (*um*), der aus den Müller'schen Gängen entstanden ist.

Eine zweite Verwachsung gehen beim Manne die Geschlechtswülste (Fig. 203 *M gw*) ein, welche beim Weibe zu den grossen Schamlippen werden. Sie legen sich um die Wurzel des Penis herum und verwachsen dabei in der Medianebene, an welcher die Vereinigungsstelle auch später noch durch die sogenannte Raphe scroti (*M*r*) angedeutet wird. In den so gebildeten Hodensack (*M*hs*) wandern dann, wie schon oben erwähnt, die Hoden gegen Ende des embryonalen Lebens hinein.

Aus der Thatsache, dass ursprünglich die äusseren Geschlechtstheile in beiden Geschlechtern ganz gleichartig beschaffen sind, erklärt sich auch die Erscheinung, dass bei Störung des normalen Entwicklungsganges Formen zu Stande kommen, bei welchen unter Umständen ausserordentlich schwer zu unterscheiden ist, ob man es mit männlichen oder weiblichen äusseren Geschlechtstheilen zu thun hat. Es sind diese Fälle in früheren Zeiten fälschlicherweise als Zwitterbildung oder

Hermaphroditismus bezeichnet worden. Dieselben können eine doppelte Art der Entstehung haben. Entweder sind sie darauf zurückzuführen, dass im weiblichen Geschlecht der Entwicklungsprocess in ähnlicher Weise wie beim Manne verläuft, oder darauf, dass beim Manne die normalen Entwicklungsprocesse frühzeitig einen Stillstand erfahren und dadurch zu Bildungen führen, die den weiblichen Geschlechtstheilen ähnlich sind.

Was die erstere Art der Missbildungen betrifft, so nimmt im weiblichen Geschlecht zuweilen der Geschlechtshöcker eine solche Form und Grösse an, dass er in jeder Beziehung dem männlichen Gliede gleicht. Die Uebereinstimmung kann noch grösser werden, wenn die Eierstöcke anstatt ins kleine Becken nach der Leistengegend hinwandern, durch die Bauchwand hindurchdringen und sich in die grossen Schamlippen einbetten. In Folge dessen legen sich die letzteren über die Wurzel der mächtigen Clitoris herüber und täuschen eine Art von Hodensack vor.

Häufiger sind die Missbildungen im männlichen Geschlecht, welche zur Annahme des Hermaphroditismus Veranlassung gegeben haben. Sie sind darauf zurückzuführen, dass die Verwachsungsprocesse, die normaler Weise sich abspielen, unterblieben sind. Wir erhalten dann ein Geschlechtsglied, das gewöhnlich verkümmert ist, an dessen unterer Fläche anstatt der Harnröhre nur eine Furche verläuft, eine Missbildung, welche als Hypospadie bezeichnet wird. Mit diesen Bildungsfehlern kann sich zweitens eine Hemmung des normalen Descensus testiculorum verbinden. Die Hoden bleiben in der Leibeshöhle liegen, und die Geschlechtswülste gewinnen so eine grosse Aehnlichkeit mit den grossen Schamlippen des Weibes.

III. Die Entwicklung der Nebennieren.

Die Besprechung der Entwicklung der Nebennieren geschieht am besten im Anschluss an das Urogenitalsystem. Denn abgesehen davon, dass die Nebennieren und die Harngeschlechtsorgane bei allen Wirbelthieren räumlich sehr nahe zusammengelagert sind, scheinen sie auch in ihrer Entwicklungsgeschichte in sehr naher Beziehung zu stehen. Wenigstens deuten darauf die neueren Untersuchungen von Weldon, Janosik und Mihalkovics hin, welche vielleicht auch geeignet sind, der physiologischen Forschung die Richtung anzugeben, in welcher man über die noch immer räthselhafte Function der Nebennieren wird Aufschluss erhalten können.

Bekanntlich unterscheidet man bei den Nebennieren zwei verschiedene Substanzen, die bei den Säugethieren nach ihrer gegenseitigen Lage als Mark und Rinde beschrieben werden. Die meisten Forscher nehmen für dieselben einen doppelten Ursprung an. Das Mark lassen Balfour, Braun, Kölliker, Mitsukuri von den Ganglienanlagen des sympathischen Grenzstranges abstammen, daher denn in manchen Lehrbüchern die Nebennieren auch beim Sympathicus abgehandelt werden. Brunn, Gottschau, Janosik bestreiten dies; sie lassen vom Sympathicus nur einzelne Ganglienzellen und Nervenfasern hineinwachsen, die eigentlichen Markzellen aber durch Umwandlung von Rindenzellen entstehen. Die Frage scheint mir nach den vorliegenden Untersuchungen noch nicht spruchreif zu sein.

Ueber die Entwicklung der Rindensubstanz herrschen zwei verschiedene Auffassungen. Balfour, Braun, Brunn, Mitsukuri leiten sie von Anhäufungen von Bindegewebszellen ab, welche sich am vorderen Abschnitt der Urniere im Verlauf der unteren Hohl- und Cardinalvene bilden. Nach Janosik, Weldon und Mihalkovics dagegen sind die Zellanhäufungen direct oder indirect Bildungsproducte des Epithels der Leibeshöhle. Ich sage „direct oder indirect", weil im Einzelnen die Ergebnisse der genannten drei Forscher von einander etwas abweichen. Nach Janosik und Mihalkovics ist es das Keimepithel im vordersten Abschnitt der Geschlechtsleiste, welches durch seine Wucherung das Baumaterial für die Nebenniere liefert. Mihalkovics nennt daher die letztere auch geradezu „einen abgetrennten Theil der geschlechtlich indifferenzirten, also auf einem niedrigen Stadium der Entwicklung stehenden Geschlechtsdrüse". Weldon hinwider bringt die Nebenniere mit dem vordersten Abschnitt der Urniere in Beziehung. Nach seiner Darstellung, welche mir alle Beachtung zu verdienen scheint und an welcher weitere Untersuchungen wohl in erster Linie werden anzuknüpfen haben, sind die Geschlechtsstränge der Urniere bei der Bildung der Nebenniere betheiligt. Wenn sie aus dem Epithel der Malpighi'schen Knäuel in der früher beschriebenen Weise (Seite 299) hervorsprossen, theilen sie sich am Kopfende der Urniere in zwei Zweige. Der eine von ihnen wächst ventralwärts in die Anlage der Geschlechtsdrüse hinein, der andere wendet sich dorsalwärts und breitet sich in der Nachbarschaft der Hohlvene aus.

Uebrigens beschreibt auch Mihalkovics an einzelnen Stellen einen Zusammenhang der Geschlechtsstränge mit der Anlage der Nebenniere, lässt aber beide aus Wucherung des Epithels der Leibeshöhle entstehen. Der Zusammenhang wird später durch dazwischendringende Blutgefässe aufgehoben.

Zur Klärung der noch schwebenden Streitfragen wird am meisten von der Untersuchung der amnionlosen Wirbelthiere zu erwarten sein.

Während ihrer Entwicklung ist die Nebenniere eine Zeit lang von recht ansehnlicher Grösse. Bei den Säugethieren verdeckt sie vorübergehend die viel kleinere Niere, so bei dem Fig. 192 abgebildeten menschlichen Embryo der achten Woche, bei welchem links die Nebenniere (*nn*) in normaler Lage zu sehen ist, während sie rechts entfernt ist, um die Niere (*n*) blosszulegen; dann bleibt sie hinter derselben im Wachsthum zurück, ist aber beim Neugeborenen (Fig. 182), wo sie schon als halbmondförmiger Körper (*nn*) der Niere (*n*) aufsitzt, im Verhältniss zu letzterer immer noch grösser als beim Erwachsenen.

Während der Entwicklung scheinen sich zuweilen einzelne kleine Partieen von der Anlage der Nebennierenrinde abzutrennen und in der Nachbarschaft der Geschlechtsorgane zu bleiben, deren Lageveränderungen sie mit durchmachen. So erklären sich wohl die von Marchand beobachteten accessorischen Nebennieren am Rande des breiten Mutterbandes.

Zusammenfassung.

1) Als Bildungsproducte des mittleren Keimblattes sind aufzuführen: das Epithel der Leibeshöhle (des Herzbeutels, der Brust- und Bauchhöhle, der Höhle des Hodensacks), die gesammte willkürliche quergestreifte Musculatur, die Samen- und Eizellen, das Epithel der Geschlechtsdrüsen, der Nieren und ihrer Ausführwege, die Rindenstränge der Nebenniere.

Die Entwicklung der Musculatur.

2) Am Rumpf entwickelt sich die Musculatur allein aus den Ursegmenten und zwar aus der an Chorda und Nervenrohr angrenzenden Zellschicht, welche durch Abscheidung von Muskelfibrillen sich zu einer Muskelplatte umgestaltet.

3) Die Muskelplatte vergrössert sich dorsal und ventral, wo sie in die äussere (laterale) Epithelschicht der Ursegmente übergeht (Wachsthumszone), und breitet sich nach oben über das Nervenrohr, nach abwärts in die Bauchwandungen hinein aus.

4) Die ursprüngliche Musculatur besteht aus Segmenten längs verlaufender Fasern (Myomeren), welche durch bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) von einander getrennt sind.

5) Die Musculatur bewirkt die erste Gliederung des Körpers der Wirbelthiere in gleichartige Folgestücke oder Metameren.

6) Von den Muskelplatten wachsen Knospen (Elasmobranchier) in die Anlagen der Gliedmaassen hinein und liefern so die Grundlage für die ganze Extremitätenmusculatur.

7) Am Kopfabschnitt der Wirbelthiere entwickelt sich die Musculatur nicht allein aus den Ursegmenten, deren Zahl sich bei den Selachiern auf neun beläuft, sondern auch aus dem Theil des mittleren Keimblattes, welcher den Seitenplatten des Rumpfes entspricht und welcher durch die Entstehung der Schlundspalten in einzelne, bei den Selachiern mit Höhlen versehene Schlundbogenstränge zerlegt wird.

8) Aus den Ursegmenten des Kopfes bilden sich die Augenmuskeln und aus den Schlundbogensträngen die Kaumuskeln, die Muskeln des Zungenbeinbogens und der Gehörknöchelchen (?).

Die Entwicklung des Urogenitalsystems.

9) Die erste Anlage des Urogenitalsystems ist in beiden Geschlechtern ein und dieselbe; sie besteht 1) aus drei Paar Canälen, dem Urnierengang, dem Müller'schen Gang und dem Harnleiter, 2) aus vier Paar Drüsen, der Vorniere, der Urniere, der Niere und der zuerst indifferenten Geschlechtsdrüse.

10) Der Urnierengang entsteht in seinem vordersten Theil aus einer rinnenförmigen Ausbuchtung oder aus einer leistenförmigen Verdickung des parietalen Mittelblattes, löst sich hinten von seinem Mutterboden ab, verschmilzt mit dem dicht anliegenden äusseren Keimblatt und stellt somit anfangs eine kurze, röhrenartige Verbindung der Leibeshöhle mit der Oberfläche des Körpers vor.

11) Der Urnierengang gestaltet sich allmählich zu einem langen Canal um, indem er am äusseren Keimblatt, das sich leistenartig verdickt, nach hinten auswächst, bis er in die Cloake (letztes Stück des Enddarms) ausmündet.

12) Die Vorniere (Kopfniere) entwickelt sich am vordersten Abschnitt des Urnierenganges dadurch, dass derselbe bei seiner Abschnürung vom parietalen Mittelblatt an mehreren Stellen mit ihm in Verbindung bleibt, und dass diese Verbindungsstränge zu längeren Vornierencanälchen auswachsen, an deren innerer Mündung sich ein intraperitonealer Gefässknäuel aus der Wand der Leibeshöhle anlegt.

13) Hinter der Vorniere entsteht die Urniere dadurch, dass aus dem Epithel der Leibeshöhle (mittlerem Keimblatt) hohle oder solide Zellstränge, zuweilen in segmentaler Anordnung, hervorsprossen, dem seitlich gelegenen Urnierengang in querer Richtung entgegenwachsen und sich als Urnierencanälchen mit ihm in Verbindung setzen. (Entwicklung von Malpighi'schen Körperchen, von secundären und tertiären Urnierencanälchen, Aufknäuelung derselben.)

14) Bei den höheren Wirbelthieren ist die Entwicklung der Urniere eine gewissermaassen verkürzte, insofern an ihrem hintersten Abschnitt sich ein Hervorsprossen einzelner Urnierencanälchen aus dem Epithel der Leibeshöhle nicht beobachten lässt, diese sich vielmehr aus einem zusammenhängenden, vom mittleren Keimblatt abstammenden Zellenstreifen, aus einem „Urnierenblastem", zu sondern scheinen.

15) Bei einem Theil der amnionlosen Wirbelthiere (einige Selachier, Amphibien) bleibt die Urniere mit der Leibeshöhle durch zahlreiche Flimmertrichter (Nephrostome) in offener Verbindung, während bei allen Amnioten die Urnierencanälchen ihren genetisch begründeten Zusammenhang mit der Leibeshöhle durch Schwund der Flimmertrichter frühzeitig aufgeben.

16) Die bleibende Niere nimmt am spätesten am hintersten Abschnitt des Urnierenganges ihren Ursprung aus zwei getrennten Theilen:

a) aus einer Ausstülpung des Endes des Urnierenganges, welche den Harnleiter, das Nierenbecken und die geraden Harncanälchen (also den Ausführapparat) liefert;

b) aus einem Nierenblastem, welches eine Verlängerung des Urnierenblastems nach rückwärts darstellt, mit diesem den gleichen Ursprung hat und sich in die gewundenen Harncanälchen mit den Malpighi'schen Körperchen (also in den secretorischen Nierentheil) umwandelt.

17) Die weit nach hinten entstandenen Anlagen der Nieren vergrössern sich rasch und gehen einen Ortswechsel ein, indem sie neben den Urnieren weiter nach vorn rücken, wobei sich auch der Harnleiter vom Urnierengang ganz ablöst und auf die hintere Fläche der Allantois, der späteren Harnblase, rückt.

18) Bei den amnionlosen Wirbelthieren lässt der Urnierengang noch den parallel verlaufenden Müller'schen Gang durch Abspaltung aus sich entstehen.

19) Bei den Amnioten ist die Beziehung des Müller'schen Ganges zum Urnierengang noch unklar, da das vordere Ende des ersteren sich selbständig durch eine rinnenförmige Einbuchtung des Epithelüberzuges an der lateralen Fläche der Urniere anlegt, vom übrigen Theile aber noch unentschieden ist, ob er selbständig nach hinten auswächst oder sich vom Urnierengang abschnürt.

20) Die Geschlechtsdrüsen gehen aus zwei Anlagen hervor:

a) aus einem an der medialen Fläche der Urniere gelegenen Keimepithel, einer modificirten Partie des Epithels der Leibeshöhle;

b) aus den Geschlechtssträngen, die von dem angrenzenden Theil der Urniere (bei Reptilien und Vögeln aus dem Epithel MALPIGHI'scher Knäuel) dem Keimepithel entgegenwachsen.

21) Vom Keimepithel (mit seinen Ureiern und Ursamenzellen) stammen die specifischen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen, die Eier und die Samenzellen ab.

22) Im weiblichen Geschlecht entstehen in Folge eines Durchwachsungsprocesses des Keimepithels und des unterliegenden Stroma PFLÜGER'sche Schläuche und Eiballen und aus diesen schliesslich junge, eine einzige Eizelle enthaltende Eifollikel; im männlichen Geschlecht bilden sich in Folge eines entsprechenden Vorgangs Samenampullen (Selachier, einige Amphibien) oder Samencanälchen (Tubuli seminiferi) mit ihren Samenmutterzellen.

23) Die Geschlechtsstränge der Urniere betheiligen sich an der Zusammensetzung der Marksubstanz des Eierstocks als Markstränge, am Hoden setzen sie sich mit den Samenampullen oder den Samencanälchen in Verbindung und liefern die Tubuli recti und das Rete testis, also den Anfangstheil der Ausführwege des Samens.

24) Die Eifollikel setzen sich aus einem central gelegenen Ei, aus einer Hülle von Follikelzellen und einer blutgefässführenden Bindegewebskapsel (Theca folliculi) zusammen.

25) Bei den Säugethieren wandeln sich die Eifollikel dadurch, dass die Follikelzellen an Menge zunehmen und Follikelflüssigkeit zwischen sich ausscheiden, in GRAAF'sche Bläschen um. (Eihügel, Membrana granulosa.)

26) Die GRAAF'schen Bläschen werden nach Entleerung der reifen Eizellen in die Bauchhöhle zu den gelben Körpern dadurch, dass sich aus den zerrissenen Gefässen Blut in ihre Höhle ergiesst, und dass die zurückgebliebenen Follikelzellen und die Bindegewebskapsel unter Auswanderung weisser Blutzellen wuchern. (Wahre und falsche Corpora lutea.)

27) Die gelben Körper bedingen später durch narbige Schrumpfung die Narben und Schwielen an der Oberfläche älterer Eierstöcke.

28) Die ursprünglich in beiden Geschlechtern gleichartig angelegten Canäle und Drüsen des Urogenitalsystems finden später im männlichen und weiblichen Geschlecht eine verschiedene Verwendung und eine theilweise Rückbildung.

29) Im männlichen Geschlecht wird der Urnierengang zum Samenleiter, beim Weibe verkümmert er (GARTNER'sche Gänge mancher Säugethiere).

30) Der MÜLLER'sche Gang übernimmt beim Manne keine Function und bleibt nur in unscheinbaren Resten an seinen beiden Enden erhalten (Hydatide des Nebenhodens und Sinus prostaticus oder Uterus masculinus); beim Weibe wird er zum Ausführapparat des Eierstocks, der vordere Abschnitt zum Eileiter, der hintere Abschnitt zur Gebärmutter und Scheide, indem er mit dem gleichnamigen Canal der anderen Seite, soweit er in den Genitalstrang eingeschlossen ist, verschmilzt.

31) Die Urniere bleibt beim Manne in ihrem vorderen Abschnitt, welcher sich durch die Geschlechtsstränge mit den Samencanälchen verbunden hat, als Nebenhoden (Epididymis) bestehen, der Rest verkümmert zur Paradidymis; beim Weibe verkümmern beide Theile zum

Epoophoron und zum Paroophoron, welche der Epididymis und Paradidymis des Mannes entsprechen.

32) Die Geschlechtsdrüsen, welche sich ursprünglich in der Lendenregion anlegen, rücken allmählich mit ihren Ausführgängen nach dem Becken herab. (Descensus testiculorum, Descensus ovariorum. Schräger Verlauf der Arteriae und Venae spermaticae.)

33) Beim Ortswechsel der Geschlechtsdrüsen scheint das Leistenband eine Rolle zu spielen, welches von der Urniere unter dem Bauchfell zur Leistengegend hinzieht, durch die Bauchwand durchtritt und in der Haut der die Cloake umgebenden Geschlechtswülste endet. (Gubernaculum Hunteri im männlichen Geschlecht. Rundes Mutterband und Ligamentum ovarii des Weibes.)

34) Der Hoden wird einige Zeit vor der Geburt in den Hodensack, ein Anhangsgebilde der Leibeshöhle, aufgenommen, welches dadurch entsteht, dass das Bauchfell eine Ausstülpung (Processus vaginalis peritonei) durch die Bauchwand hindurch in den Geschlechtswulst bildet und dass sich hierauf die Ausstülpung durch Verschluss des Leistencanals von der Bauchhöhle ganz abschliesst.

35) Die Schichten des Hodensacks oder die Hüllen des Hodens entsprechen gemäss ihrer Entwicklung den einzelnen Schichten der Leibeswand, wie die nachfolgende vergleichende Uebersicht lehrt.

Hüllen des Hodens.	Bauchwand.
Scrotum mit Tunica dartos.	Bauchhaut.
COOPER'sche Fascie.	Oberflächliche Bauchfascie.
Tunica vaginalis communis mit Cremaster.	Muskelschicht und Fascia transversa abdominis.
Tunica vaginalis propria (parietales und viscerales Blatt).	Bauchfell.

36) Die äusseren Geschlechtstheile entwickeln sich beim Mann und beim Weib aus einer gleichartigen Anlage in der Umgebung der Cloake.

37) Als Cloake wird eine Grube am hinteren Ende des Embryo bezeichnet, in welche der Enddarm und die Allantois einmünden, nachdem die letztere noch an der hinteren Fläche ihres verjüngten Endabschnittes, des Sinus urogenitalis, dicht neben einander die MÜLLER'schen und die Urnierengänge aufgenommen hat.

38) Die Cloake wird durch vorwachsende Falten, welche sich zum Damm verbinden, in eine vordere und eine hintere Abtheilung zerlegt, von denen die vordere die Verlängerung vom Sinus urogenitalis, die hintere Abtheilung die Verlängerung vom Darm ist (After).

39) Am vorderen Rand der Cloake, oder nach vollzogener Trennung am vorderen Rand des Sinus urogenitalis findet sich in beiden Geschlechtern der Geschlechtshöcker, welcher an seiner unteren Fläche eine von den 2 Geschlechtsfalten begrenzte Rinne trägt; er wird nebst der unter ihm gelegenen Oeffnung (Cloake oder Sinus urogenitalis) von den Geschlechtswülsten umfasst.

40) Im weiblichen Geschlecht bleibt der Geschlechtshöcker klein und wird zur Clitoris, die Geschlechtsfalten werden zu den kleinen Schamlippen, die Geschlechtswülste zu den grossen Schamlippen, der Sinus urogenitalis bleibt kurz und weit und stellt den Vorhof dar, welcher die Scheide (das Ende der MÜLLER'schen Gänge) und die Ausmündung der Allantois oder Harnblase, die weibliche Harnröhre, aufnimmt.

41) Im männlichen Geschlecht wächst der Geschlechtshöcker bedeutend in die Länge zum männlichen Gliede aus; die Geschlechtsfalten an seiner untern Fläche schliessen sich zu einem engen Canal, welcher als Verlängerung des eng bleibenden Sinus urogenitalis erscheint, mit ihm zusammen als männliche Harnröhre bezeichnet wird und an seinem Anfang die Samenleiter und den Uterus masculinus aufnimmt; die beiden Geschlechtswülste, welche sich durch Aufnahme der Hoden vergrössern, legen sich um die Wurzel des männlichen Gliedes herum und vereinigen sich zur Bildung des Hodensacks.

42) Die folgende Tabelle gibt eine kurze Uebersicht 1) über die vergleichbaren Theile der äusseren und inneren Geschlechtsorgane des männlichen und des weiblichen Geschlechts und 2) über ihre Ableitung von der ursprünglich indifferenten Anlage des Urogenitalsystems bei den Säugethieren:

Männliche Geschlechtstheile.	Gemeinschaftliche Ausgangsform.	Weibliche Geschlechtstheile.
Samenampullen und Samencanälchen.	Keimepithel der Urniere.	Eifollikel, GRAAF'sche Bläschen.
	Urniere.	
a) Nebenhoden. Epididymis mit Rete testis u. Tubuli recti.	a) Vorderer Theil mit den Geschlechtssträngen (Geschlechtstheil).	a) Epoophoron mit Marksträngen des Eierstocks.
b) Paradidymis.	b) Hinterer Theil (eigentlicher Urnierentheil).	b) Paroophoron.
Samenleiter mit Samenbläschen.	Urnierengang.	GARTNER'sche Canäle einiger Säugethiere.
Niere und Ureter.	Niere und Ureter.	Niere und Ureter.
Hydatide des Nebenhodens. Sinus prostaticus. (Uterus masculinus).	MÜLLER'scher Gang.	Eileiter mit Fimbrien. Gebärmutter und Scheide.
Gubernaculum Hunteri.	Leistenband d. Urniere.	Rundes Mutterband u. Ligamentum ovarii.
Männliche Harnröhre (Pars prostatica u. membranacea).	Sinus urogenitalis.	Vorhof der Scheide.
Männliches Glied.	Geschlechtshöcker.	Clitoris
Pars cavernosa urethrae.	„ „ falten.	Kleine Schamlippen.
Hodensack.	„ „ wülste.	Grosse Schamlippen.

Die Entwicklung der Nebenniere.

43) An der Entwicklung der Nebennieren scheint der vorderste Abschnitt der Urnieren betheiligt zu sein, indem von den Geschlechtssträngen Seitenzweige hervorsprossen, sich ablösen und in die eigenthümlichen Zellenstränge der Rindensubstanz übergehen.

44) Die Nebenniere übertrifft beim Embryo eine Zeit lang an Grösse die Niere.

Literatur.

1) *Entwicklung der Musculatur.*

Ahlborn. *Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschrift für wissensch. Zoologie.* 40. *Bd.* 1884.

Grenacher. *Muskulatur der Cyclostomen und Leptocardier. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XVII.*

Oscar Hertwig. *Ueber die Musculatur der Cölenteraten. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Medicin und Naturwissenschaft. Jahrgaug* 1879.

A. Milnes Marshall. *On the head Cavities and associated nerves of Elasmobranchs. Quarterly journ. of microscop. science* 1881.

Sedgwick. *On the origin of metameric segmentation and some other Morphological questions. Quarterly journal of microscop. science. Nr.* 5. *Vol. XXIV.* 1884.

Anton Schneider. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin* 1879.

Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandelingen der Koninkligke Akademie van Wetenschappen. Amsterdam* 1883.

Derselbe. Ueber Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel- u. Reptilienembryonen. Zoologischer Anzeiger. Jahrg. IX. Nr. 237.

Derselbe. Ueber die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbelthiere. Zool. Anzeiger. Jahrg. IX. Nr. 238. 1886.

2) *Entwicklung des Urogenitalsystems.*

Balbiani. *Leçons sur la génération des vertébrés. Paris* 1879.

F. M. Balfour. *On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates. Journal of Anat. and Physiol. Vol. X.* 1876.

Derselbe. On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart journ. of micr. science. Vol. XVIII. 1878.

Derselbe. Ueber die Entwicklung und die Morphologie der Suprarenalkörper (Nebennieren). Biolog. Centralbl. 1881. *Nr.* 5.

F. M. Balfour & Adam Sedgwick. *On the existence of a head-kidney in the embryo chick and on certain points in the development of the Müllerian duct. Microscopical journal. Volume XIX n. s.*

J. Beard. *The origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anatomischer Anzeiger. II. Jahrg. Nr.* 21. 1887.

van Beneden. *Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Archives de Biologie Vol. I.* 1880.

Born. *Ueber die Entwickelung des Eierstocks des Pferdes. Archiv f. Anatomie u. Physiologie.* 1874.

T. Bornhaupt. *Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Dissertation. Dorpat.* 1867.

F. Bramann. *Beitrag zur Lehre von dem Descensus testiculorum und dem Gubernaculum Hunteri des Menschen. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. Jahrg.* 1884.

Braun. *Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd V.* 1879.

Derselbe. Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. IV. 1877.

A. v. Brunn. *Ein Beitrag zur Kenntniss des feinern Baues und der Entwicklung der Nebennieren. Archiv f. mikr. Anat. Vol. VIII.* 1872.

Cadiat. *Mémoire sur l'utérus et les trompes. Journal de l'anat. et de la phys.* 1884.

Derselbe. Du développement du canal de l'urèthre et des organes génitaux de l'embryon. Journal de l'anat. et de la phys. 1884.

S. P. Clarke. *The early development of the Wolffian Body in Amblystoma punctatum. Studies Biol. Laborat. John's Hopk. Univ. Vol. II.*

Dansky *und* **Kostenitsch.** *Ueber die Entwicklung der Keimblätter und des Wolff'schen Ganges im Hühnerei. Mémoires de l'Acad. des sciences de St. Pétersbourg. Ser. VII. T. XXVII.* 1880.

Dohrn. *Ueber die Gartner'schen Kanäle beim Weibe. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XXI.* 1883.

C. Emery. *Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Archives italiennes de biologie. T. IV.*

Egli. *Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Dissertation der Universität Basel.* 1876.

W. Flemming. *Die ectoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1886.

Foulis. *The development of the ova. Transactions of the royal Society of Edinbourgh. Vol. XXVII.*

Max Fürbringer. *Zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrbuch. IV. Band.* 1878.

Gasser. *Beitr. zur Entwicklungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. Habilitationsschrift.* 1874.

Derselbe. Beobachtungen über die Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIV. 1877.

Derselbe. Embryonalreste am männlichen Genitalapparat. Sitzungsberichte d. Marburger naturforsch. Gesellschaft. 1882.

Derselbe. Einige Entwicklungszustände der männlichen Sexualorgane beim Menschen, Sitzungsberichte d. Marburger naturforsch. Gesellschaft. 1884.

M. Gottschau. *Structur und embryonale Entwickelung der Nebennieren bei Säugethieren. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1883.

Haddon. *Suggestion respecting the epiblastic origin of the segmental duct. Scientific Proceedings of the royal Dublin Society. N. S. Vol. V.*

N. Harz *Beiträge zur Histiologie des Ovariums der Säugethiere. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXII.*

Hensen. *Beobachtungen über die Befruchtung u. Entwicklung des Meerschweinchens u. Kaninchens. Archiv f. Anatomie u. Physiol.* 1875.

C. K. Hoffmann. *Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLIV.* 1886.

Janosik. *Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. der Wissenschaft. zu Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. XCI.* 1885.

Derselbe. Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 22. 1883.

Kapff. *Untersuchungen über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1872.

Kocks. *Ueber die Gartner'schen Gänge beim Weibe. Archiv f. Gynäkologie. XX.* 1882.

Kollmann. *Ueber die Verbindung zwischen Cölom u. Nephridium. Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Universität Würzburg, gewidmet von der Universität Basel* 1882.

Kupffer. *Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. I und II.* 1865. 1866.

M. Jules Mac Leod. *Contributions à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Archives de Biologie. Vol. I.* 1880.

Marchand. *Ueber accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Archiv f. pathologische Anatomie. Bd.* 92. *Berlin* 1883.

G. v. Mihálkovics. *Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift f. Anatomie u. Histologie. Bd II.* 1885.

Mitsukuri. *On the development of the suprarenal Bodies in Mammalia. Quarterly journal of microscop. science. Vol.* 22. *Auch erschienen in Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. T. II.* 1882.

Johannes Müller. *Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf* 1830.

Wilhelm Müller. *Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus u. der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Neunter Band. Neue Folge, zweiter Band.* 1875.

Neumann. *Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI.* 1875.

J. Perényi. *Die ectoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esculenta und Lacerta viridis. Zoolog. Anzeiger. Jahrg. X.* 1887. *Nr* 243.

E. Pflüger. *Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig* 1863.

H. Rathke. *Beobachtungen und Betrachtungen über die Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren. Neue Schriften der naturforsch. Gesellschaft in Danzig. Bd. I.* 1825.

Renson. *Contributions à l'embryologie des organes d'excretions des oiseaux et des mammifères. Thèse. Bruxelles* 1883. *Auszug im Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXII.* 1883.

W. Romiti. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges. Archiv f. mikrosk. Anat. Vol. X.* 1874.

Roth. *Ueber einige Urnierenreste beim Menschen. Baseler Festschrift zum Würzburger Jubiläum.* 1882.

A. Rosenberg. *Untersuch. über die Entwickl. der Teleostierniere. Dissertation. Dorpat.* 1867.

Rouget. *Evolution comparée des glandes genitales mâle et femelle chez les embryons de mammifères. Compt. rend. T.* 88. 1879.

Adam Sedgwick. *Development of the Kidney in its relation to the Wolffian Body in the Chick. Quarterly journal of microscopical science. Volume XX new series.* 1880.

Derselbe. On the Development of the Structure known as the „Glomerulus of the Head-Kidney" in the Chick. Quarterly journal of microscopical science. Volume XX new series. 1880.

Derselbe. On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the vertebrata. Studies from the morph. laboratory in the univers. of Cambridge. 1882. *Auch in Quarterly journal* 1881. *Vol. XXI.*

Richard Semon. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Habilitationsschrift. Jena.* 1887.

C. Semper. *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Würzburg.* 1875.

E. A. Schäfer. *On the structure of the immature ovarian Ovum in the common fowl and in the rabbit etc. Proceedings of the royal society.* 1880. *Nr.* 202.

E. Schmiegelow. *Studier over Testis og Epididymis Udviklings-historie. Afhandling for Doctorsgraden. Kjobenhavn.* 1881.

Derselbe. Studien über die Entwickelung des Hodens und Nebenhodens. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882.

Siemerling. *Beiträge zur Embryologie der Excretionsorgane des Vogels. Inaug.-Diss. Marburg.* 1882.

Graf Ferdinand Spee. *Ueber directe Betheiligung des Ectoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1884.

Spengel. *Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Vol. III.* 1876.

Toldt. *Untersuchungen über das Wachsthum der Nieren des Menschen und der Säugethiere. Sitzungsber. d. k. Akad. der Wissensch. in Wien.* 1874.

Tourneux *et* **Legay.** *Mémoire sur le développement de l'utérus et du vagin. Robin et Pouchet. Journal de l'anat. et de la physiol.* 1884.

Waldeyer. *Ueber die sogenannte ungestielte Hydatide der Hoden. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XIII.* 1877.

Derselbe. Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig. 1870.

Weldon. *On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies. Quarterly journal of microscop. science. Bd. XXIV.* 1884.

Derselbe. Note on the origin of the suprarenal bodies of vertebrates. Proceed. of the royal society. Vol. XXXVII.

Derselbe. On the suprarenal bodies of vertebrata. Quart. journal of micr science. Bd. XXV. 1885.

Derselbe. Note on the early development of Lacerta muralis. Quarterly journal of microsc. science. 1883.

G. Wieger. *Ueber die Entstehung und Entwicklung der Bänder des weiblichen Genitalapparates beim Menschen. Ein Beitrag zur Lehre des Descensus ovariorum. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abtheil.* 1885.

J. W van Wijhe. *Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges. Zoologischer Anzeiger. Nr.* 236. 1886.

SECHZEHNTES CAPITEL.

Die Organe des äusseren Keimblattes.

Das äussere Keimblatt führt seit langer Zeit auch den Namen des Hautsinnesblattes. Hiermit sind gleich seine beiden wichtigsten Leistungen gekennzeichnet. Denn einmal liefert es die Oberhaut mit ihren mannigfachen Producten, als Haare, Nägel, Schuppen, Hörner, Federn; ferner Drüsen verschiedener Art: die Talg-, Schweiss- und Milchdrüsen. Zweitens ist es zugleich der Mutterboden, aus welchem sich das Nervensystem und die wichtigsten functionellen Bestandtheile der Sinnesorgane: die Seh-, Hör- und Riechzellen, herleiten.

Ich beginne mit der wichtigsten Leistung des äusseren Keimblattes, der Entwicklung des Nervensystems, gehe dann zur Entwicklung der Sinnesorgane (Auge, Ohr, Geruch) über und bespreche zuletzt die Entwicklung der Oberhaut und ihrer Producte.

I. Die Entwicklung des Nervensystems.

A. Die Entwicklung des Centralnervensystems.

Das Centralnervensystem der Wirbelthiere gehört zu den Organen, welche sich nach Sonderung des Keimes in die 4 primären Keimblätter am frühzeitigsten anlegen. Wie schon hervorgehoben wurde, entwickelt es sich (Fig. 35 *A*) aus einem breiten Streifen des äusseren Keimblattes (*mp*), der von dem vorderen nach dem hinteren Ende der Embryonalanlage hinzieht und in der Medianebene, unmittelbar oberhalb der Chorda dorsalis (*ch*) liegt. In diesem Bereich wachsen die Zellen des äusseren Keimblattes zu längeren, cylindrischen oder spindelförmigen Gebilden aus, während die in der Umgebung befindlichen Elemente (*ep*) sich abplatten und unter Umständen ganz schüppchenartig werden. Somit ist das äussere Keimblatt in 2 Bezirke gesondert, in das verdünnte Hornblatt (*ep*) und die dickere median gelegene Nerven- oder Medullarplatte (*mp*).

Beide Bezirke grenzen sich bald schärfer von einander ab, indem die Nervenplatte sich ein wenig einkrümmt (Fig. 35 *B*) und mit ihren Rändern über die Oberfläche des Keimes erhebt. So entstehen die beiden Medullar- oder Rückenwülste (*mf*), welche die anfangs breite und wenig tiefe Medullar- oder Rückenfurche zwischen sich fassen. Dieselben sind einfach Faltungen des äusseren Keimblattes, an der Stelle entstanden, wo die Nervenplatte in das Hornblatt übergeht. Sie setzen

sich daher aus einem äusseren und einem inneren Faltenblatt zusammen, von denen das innere dem Randtheil der Nervenplatte, das äussere dagegen dem angrenzenden Hornblatt angehört.

Bei allen Wirbelthierklassen wandelt sich sehr frühzeitig die Medullarplatte zu einem Nervenrohr um. Dieser Hergang kann sich in dreifacher Weise vollziehen. Bei den meisten Wirbelthierklassen, zu denen auch die Reptilien, Vögel und Säugethiere gehören, bildet sich das Rohr durch einen typischen Faltungsprocess. Die Medullarwülste erheben sich über die Oberfläche des Keims noch weiter in die Höhe, schlagen sich dabei nach der Medianebene zu um, wachsen einander entgegen, bis sie sich mit ihren Firsten treffen, und beginnen dann längs derselben zu verschmelzen. Das so entstandene Nervenrohr hängt jetzt noch an der Nahtstelle mit dem es überziehenden Hornblatt zusammen, eine Verbindung, die bald verschwindet, indem die dazwischenliegenden Zellen sich lockern und von einander trennen (Fig. 35 *C*). Die Schliessung beginnt bei allen Wirbelthieren an der Stelle, welche etwa dem späteren Mittelhirn entspricht, — beim Hühnchen (Fig. 101 hb^2) am 2ten, beim Kaninchen am 9ten Tage der Entwicklung — und schreitet von da nach hinten sowohl als nach vorn langsam fort; namentlich hinten erhält sich lange Zeit eine Stelle, wo das Nervenrohr nach aussen geöffnet ist. Auch besteht hier, wie schon früher (Seite 96) bei Besprechung der Keimblätter erwähnt wurde, durch den Canalis neuroentericus ein Zusammenhang mit dem Darmrohr, welcher erst später durch Verschluss des Urmunds gelöst wird.

Dem zweiten Typus in der Entwicklung des Centralnervensystems begegnet man bei den Cyclostomen und Knochenfischen. Anstatt zu einem hohlen Rohre wandelt sich bei ihnen die Nervenplatte in einen soliden Zellstrang um. Anstatt dass sich die Wülste über die Oberfläche des Keimes erheben, wuchert die Nervenplatte in Form eines Keils nach abwärts. Hierbei kommt die linke und rechte Hälfte der Platte unmittelbar auf einander zu liegen, so dass man auch nicht die geringste Spur eines Zwischenraumes vorfindet; erst nachdem die Abschnürung des Zellstranges vom Hornblatt erfolgt ist, trennen sich die beiden Hälften und lassen eine kleine Höhle, den Centralcanal, zwischen sich hervortreten. Wahrscheinlich hängt diese Modification bei den Knochenfischen und Cyclostomen damit zusammen, dass das dotterreiche Ei von der Dotterhaut, der Membrana vitellina, sehr dicht umschlossen wird, in Folge dessen sich die Medullarwülste nach der Oberfläche nicht erheben können.

Die dritte Modification kommt nur beim Amphioxus lanceolatus vor. Sie ist schon an anderer Stelle (Seite 84) kurz beschrieben worden.

Als eine einheitliche Anlage erhält sich das Nervenrohr nur beim Amphioxus lanceolatus, bei allen übrigen Wirbelthieren dagegen sondert es sich in Rückenmark und Gehirn.

a) Die Entwicklung des Rückenmarkes.

Der sich zum Rückenmark umbildende Theil des Nervenrohrs zeigt auf dem Querschnitt eine ovale Form (Fig. 173). Frühzeitig lässt er eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte erkennen (Fig. 204). Denn die beiden Seitenwandungen sind stark verdickt und bestehen aus mehreren Lagen langer, cylindrischer Zellen, während obere und untere Wand

dünn sind und als vordere und hintere Commissur (*hc* u. *vc*), oder als Deck- und Schlussplatte unterschieden werden können.

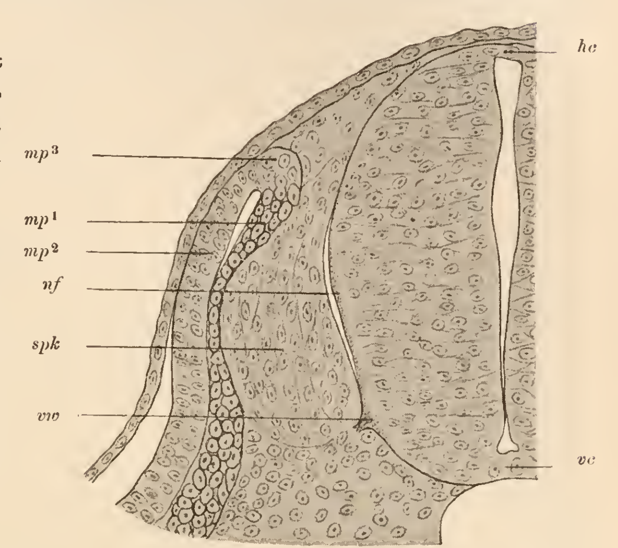


Fig. 204. Querschnitt von einem Eidechsenembryo mit vollkommen geschlossenem Darmcanal. Nach SAGEMEHL.

hc hintere, *vc* vordere Commissur des Rückenmarks; *vw* vordere Nervenwurzel; *nf* Nervenfibrillen; *spk* Spinalknoten; *mp*¹ Muskelplatte, muskelbildende Schicht; *mp*² äussere Schicht der Muskelplatte; *mp*³ Uebergang der äusseren in die muskelbildende Schicht.

Die weitere Entwicklung, von der ich nur das Wichtigste hervorheben will, erfolgt in der Weise, dass die beiden Seitenhälften sich zu verdicken fortfahren (Fig. 205). Einmal beginnen die Zellen sich durch Theilung zu vermehren und dabei in Ganglienzellen umzubilden (*ac*, *pc*), zweitens werden auf der Oberfläche Nervenfasern zu Strängen angeordnet erzeugt (Fig. 204 *nf* und Fig. 205 *pcw*, *lcw*, *acw*). Da währenddem die Boden- und Deckplatte nur wenig wächst und sich nicht in Ganglienzellen differenzirt, so kommt sie immer mehr in die Tiefe, an den Grund einer vorderen und einer hinteren Längsfurche (*c* u. *af*) zu liegen. Schliesslich setzt sich das ausgebildete Rückenmark aus 2 mächtigen Seitenhälften zusammen, die durch eine tiefe vordere und hintere Längsspalte von einan-

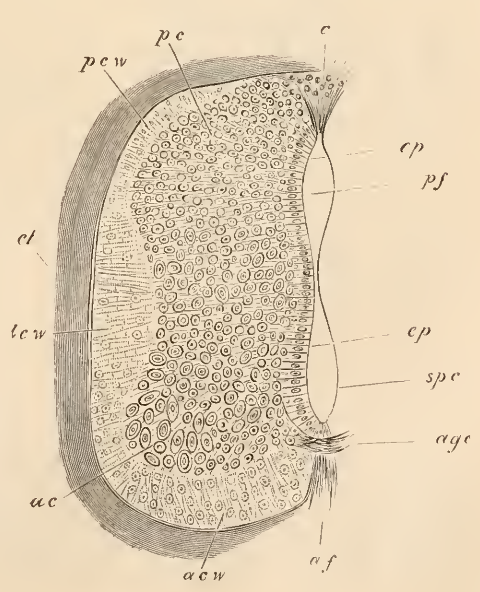


Fig. 205. Querschnitt durch das Rückenmark eines siebentägigen Hühnerembryos. Nach BALFOUR.

pcw hinterer weisser Strang; *lcw* weisser Seitenstrang; *acw* weisser Vorderstrang; *c* dorsales Gewebe, die Stelle ausfüllend, wo die dorsale Fissur entstehen wird; *pc* Hinterhorn der grauen Substanz; *ac* Vorderhorn; *ep* Epithelzellen; *agc* vordere graue Commissur; *pf* hinterer, *spc* vorderer Abschnitt des Rückenmarkscanals; *af* vordere Fissur.

der getrennt und nur in der Tiefe durch eine dünne Querbrücke verbunden werden. Letztere ist von der im Wachsthum zurückgebliebenen Deck- und Schlussplatte abzuleiten und umschliesst in ihrer Mitte den ebenfalls klein gebliebenen Centralcanal.

Anfangs nimmt das Rückenmark die ganze Länge des Rumpfes ein, beim Menschen bis zum 4. Monat der embryonalen Entwicklung. Es reicht daher zu der Zeit, wo sich das Axenskelet in einzelne Wirbelabschnitte gegliedert hat, von dem 1. Hals- bis zum letzten Steisswirbel herab. Das Ende des Rückenmarkes beginnt aber keine Ganglienzellen und Nervenfasern zu bilden, sondern bleibt zeitlebens als ein dünnes epitheliales Rohr erhalten. Dasselbe setzt sich von dem grösseren vorderen Abschnitt, der Nervenfasern und Ganglien entwickelt hat, durch eine conisch verjüngte Stelle ab, die in der descriptiven Anatomie als Conus medullaris beschrieben wird.

Solange das Rückenmark in seinem Wachsthum mit der Wirbelsäule gleichen Schritt hält, treten die aus ihm entspringenden Nervenpaare unter rechtem Winkel direct zu den Zwischenwirbellöchern hin, um den Wirbelcanal zu verlassen. Diese Anordnung ändert sich beim Menschen vom vierten Monat an; von da ab bleibt das Rückenmark in seinem Wachsthum hinter dem Wachsthum der Wirbelsäule zurück und kann daher den Wirbelcanal nicht mehr ganz ausfüllen. Da es nun oben an der Medulla oblongata befestigt ist, und diese mit dem Hirn in der Schädelkapsel festgehalten wird, so muss es in dem Wirbelcanal von unten nach oben emporsteigen. Im 6. Monat findet sich der Conus medullaris im Anfang des Sacralcanals, bei der Geburt in der Gegend des dritten Lendenwirbels und einige Jahre später am unteren Rande des ersten Lendenwirbels, wo er auch beim Erwachsenen endet.

Bei dem Heraufsteigen (dem Ascensus medullae spinalis) wird das letzte Ende des Rückenmarkes, das dünne epitheliale Rohr, welches am Steissbein festgeheftet ist, in einen langen dünnen Faden ausgezogen, der auch noch beim Erwachsenen als Filum terminale internum und externum bestehen bleibt. Derselbe zeigt am Anfang eine kleine Höhlung, die von flimmernden Cylinderzellen umgeben wird und eine Fortsetzung vom Centralcanal des Rückenmarkes bildet. Weiter nach abwärts setzt er sich dann in Form eines Bindegewebsstranges bis zum Steissbein fort.

Eine zweite Folge des Emporsteigens des Rückenmarkes ist eine Aenderung in der Verlaufsweise der Anfänge der peripheren Nervenstämme. Da ihre Ursprünge zugleich mit dem Rückenmark im Wirbelcanal immer mehr kopfwärts zu liegen kommen, die Stellen aber, wo sie durch die Zwischenwirbellöcher austreten, sich nicht verändern, so müssen sie aus der queren in eine immer schrägere Verlaufsrichtung übergehen, um so mehr, je weiter unten sie den Wirbelcanal verlassen. In der Halsgegend ist ihr Verlauf noch ein querer, in der Brustgegend beginnt er mehr und mehr schräg zu werden und wird endlich in der Lendengegend und noch mehr in der Kreuzbeingegend ein steil nach abwärts gerichteter. Hierdurch kommen die vom letzten Theil des Rückenmarkes ausgehenden Nervenstämme eine grosse Strecke weit in den Wirbelcanal zu liegen, ehe sie zu den zum Durchtritt dienenden Kreuzbeinlöchern gelangen; sie umfassen dabei den Conus medullaris und das Filum terminale und stellen die als Pferdeschweif oder Cauda equina bekannte Bildung dar.

Endlich erfährt das Rückenmark auch noch in seiner Form einige Veränderungen. Bereits im dritten und vierten Monat treten Unterschiede im Dickenwachsthum zwischen einzelnen Strecken hervor. Die Stellen, an denen die peripheren Nerven zur vorderen und hinteren Extremität abgehen und welche dem Hals- und Lendenmark angehören, wachsen stärker, indem reichlicher Ganglienzellen abgelagert werden; sie werden nicht unerheblich dicker als die angrenzenden Abschnitte, von denen man sie als Hals- und Lendenanschwellung (Intumescentia cervicalis und lumbalis) unterscheidet.

b) Die Entwicklung des Gehirns.

Durch das Studium der Entwicklungsgeschichte ist die Gehirnanatomie in hohem Grade gefördert worden. Mit Fug und Recht dient daher in allen neueren Lehrbüchern der menschlichen Anatomie der embryonale Zustand als Ausgangspunkt bei der Beschreibung des verwickelten Hirnbaues. Man sucht die complicirten fertigen von den einfacheren embryonalen Verhältnissen abzuleiten und aus ihnen zu erklären.

Wie für das Rückenmark ist auch für das Gehirn die Ausgangsform ein einfaches, nur wenig weiteres Rohr. Dasselbe erfährt schon frühzeitig, noch ehe es überall geschlossen ist, durch grösseres Wachsthum einzelner Strecken und geringeres Wachsthum anderer eine Gliederung. Durch zwei Einschnürungen an seinen Seitenwandungen zerfällt es in die drei primären Hirnblasen (Fig. 101 hb^1, hb^2, hb^3), die durch weite Oeffnungen mit einander in Verbindung bleiben und als Vorder-, Mittel- und Hinterhirn bezeichnet werden. Von diesen ist die hinterste Abtheilung die längste, indem sie sich allmählich verjüngt und in das Rückenmarksrohr übergeht.

An das erste Stadium schliesst sich bald ein zweites und ein drittes an, indem die drei primären Hirnbläschen bald in vier und schliesslich in fünf Abtheilungen zerfallen.

Auf dem zweiten Stadium (Fig. 206) beginnen die Seitenwandungen des primären Vorderhirns (*pvh*) stärker nach aussen zu wachsen und sich mehr und mehr zu den beiden Augenblasen (*au*) auszustülpen. Gleichzeitig erhält das Hinterhirn, das von Anfang an die längste Abtheilung war, an seinen Seitenwandungen eine Einschnürung und theilt sich hierdurch in das Kleinhirn- (*kh*) und Nachhirnbläschen (*nh*) ab.

Der vierfachen Gliederung des Nervenrohrs folgt alsbald die fünffache auf dem Fusse nach; durch sie erfährt das

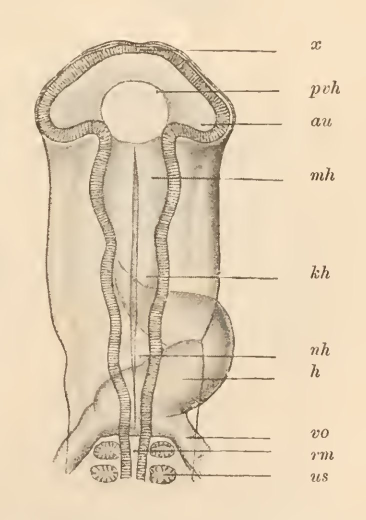


Fig. 206. Kopf eines 58 Stunden hindurch bebrüteten Hühnchens in der Rückenlage bei durchfallendem Licht. 40fach vergr. Nach Mihalkovics.

x vordere Wand des primären Vorderhirnbläschens, welche sich später zum Grosshirn ausstülpt; *pvh* primäres Vorderhirnbläschen; *au* Augenblase; *mh* Mittelhirnbläschen; *kh* Kleinhirnbläschen; *nh* Nachhirnbläschen; *h* Herz; *vo* Vena omphalo-mesenterica; *rm* Rückenmark; *us* Ursegment.

Vorderhirnbläschen grundlegende Umbildungen. Einmal beginnen sich die primären Augenblasen von ihrem Mutterboden bis auf dünne, hohle Verbindungsstiele abzuschnüren. Die letzteren bleiben, da die Abschnürung hauptsächlich von oben nach unten erfolgt ist, mit der Basis des Vorderhirnbläschens in Zusammenhang. Dann fängt die vordere Wand desselben an, sich nach vorn auszubuchten und durch eine Längsfurche, die von oben hinten schräg nach unten vorn verläuft, abzugrenzen. Auf diese Weise wird das primäre Vorderhirnbläschen nun auch noch nachträglich, wie das Hinterhirnbläschen, in zwei weitere Abtheilungen zerlegt, die wir jetzt als Grosshirn- und Zwischenhirnbläschen unterscheiden können. Mit der Basis des letzteren bleiben die beiden Sehnerven in Zusammenhang stehen.

Das Grosshirnbläschen zeichnet sich durch ein sehr rasches Wachsthum aus und beginnt bald alle übrigen Theile des Gehirns an Grösse zu überflügeln. Hierbei wird es noch in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. Es wächst nämlich von dem das Nervenrohr einhüllenden Bindegewebe ein Fortsatz, die spätere grosse Hirnsichel (Falx cerebri) in der Medianebene dem Grosshirnbläschen bald nach seiner ersten Anlage entgegen (Fig. 207 *msp*) und stülpt seine obere Wand nach abwärts tief ein. Die beiden so entstandenen, an der Basis verbundenen Hälften (*hms*), welche eine mehr flache mediane und eine convexe äussere Fläche zeigen, heissen die beiden Hemisphärenbläschen, da sie die Grundlage für die beiden Grosshirnhemisphären abgeben.

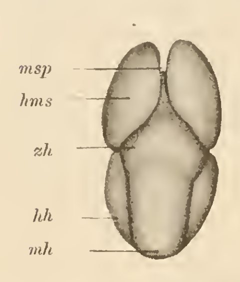


Fig. 207. Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryos vom Scheitel betrachtet. Nach Mihalkovics.

msp Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlussplatte sieht; *hms* linke Hemisphäre; *zh* Zwischenhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinter- und Nachhirn.

Die einzelnen durch Einschnürung und Ausstülpung hervorgerufenen Abschnitte des Hirnrohrs setzen sich in der Folgezeit noch schärfer von einander ab, indem sie ihre Lage verändern.

Anfangs lagern die durch die ersten Einschnürungen entstandenen drei Hirnbläschen in einer geraden Linie hinter einander (Fig. 101) über der Chorda dorsalis, welche aber nur bis zum vorderen Ende des Mittelhirnbläschens reicht, wo sie zugespitzt aufhört. Von dem Augenblick aber, wo sich die Augenblasen abzuschnüren beginnen, verstellen sie sich in der Weise, dass die sie verbindende Längsaxe starke charakteristische Krümmungen erfährt, welche als Kopf-, Brücken- und Nackenbeuge unterschieden werden.

Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie gleichfalls von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem stärkeren Längenwachsthum zu suchen, durch welches sich das Hirnrohr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Theilen auszeichnet. Wie His durch Messungen festgestellt hat, nimmt die Gehirnanlage um mehr als das Doppelte an Länge zu, während auf demselben Stadium das Rückenmark sich nur um den sechsten Theil seiner Länge vergrössert.

Die Kopfbeuge entwickelt sich am frühzeitigsten. Der Vorderhirnboden senkt sich ein wenig nach abwärts, um das vordere Ende

der Chorda dorsalis (*ch*) herum, und bildet zuerst einen rechten (Figur 208), später sogar einen spitzen Winkel (Fig. 209) mit dem dahinter gelegenen Theil der Hirnbasis. In Folge dessen kommt jetzt das Mittelhirnbläschen (*mh*) am höchsten zu liegen und bildet einen Höcker (Fig. 210 *mh*), der an der Oberfläche des Embryo weit hervorsieht und als Scheitelhöcker bezeichnet wird (Fig. 137 *s*).

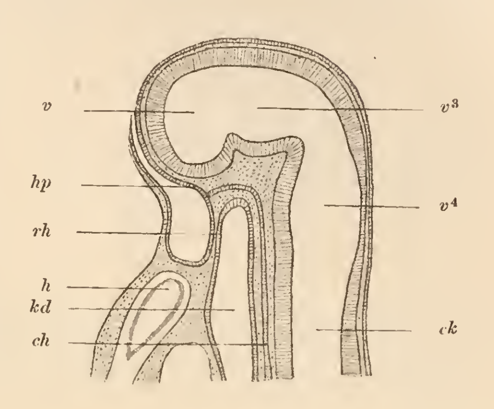


Fig. 208. Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchenembryos. Nach Mihalkovics.
rh Rachenhaut. *hp* Stelle, von der aus sich die Hypophyse entwickelt. *h* Herz. *kd* Kopfdarmhöhle. *ch* Chorda. *v* Ventrikel des Grosshirns. v^3 dritter Ventrikel des Zwischenhirns. v^4 vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirns. *ck* Centralcanal des Rückenmarks.

Weniger bedeutend ist die Nackenbeuge, welche sich an der Grenze zwischen Nachhirn und Rückenmark einstellt (Fig. 210). Sie ruft auch eine nach aussen hervortretende Krümmung, den sogenannten Nackenhöcker, bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere hervor (Fig. 137).

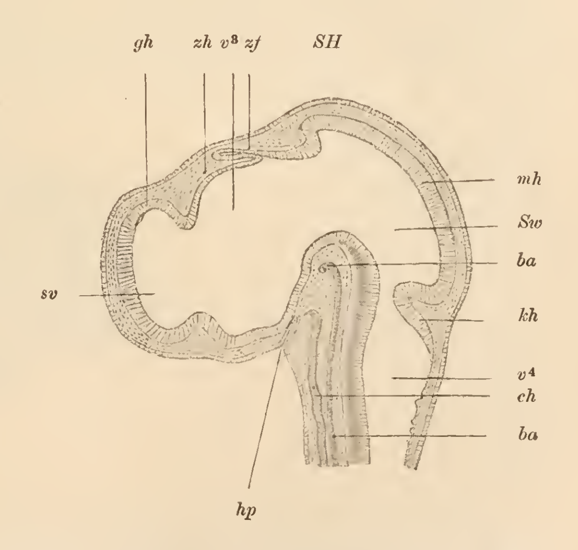


Fig. 209. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 4½ Tage bebrüteten Hühnchens. Nach Mihalkovics.
SH Scheitelhöcker. *sv* Seitenventrikel. v^3 dritter Ventrikel. v^4 vierter Ventrikel. *Sw* Sylvische Wasserleitung. *gh* Grosshirnbläschen. *zh* Zwischenhirn. *mh* Mittelhirn. *kh* Kleinhirn. *zf* Zirbelfortsatz. *hp* Hypophysentasche (Rathke'sche Tasche). *ch* Chorda. *ba* Basilararterie.

Sehr hochgradig ist wieder die dritte Krümmung, welche von Kölliker als die Brückenbeuge (Fig. 210 *bb*) bezeichnet worden ist, weil sie in der Gegend der späteren Varolsbrücke entsteht. Sie unterscheidet sich auch von den beiden zuerst beschriebenen Krümmungen dadurch, dass ihre Convexität nicht nach dem Rücken des Embryo, sondern nach der ventralen Seite zu gerichtet ist. Sie bildet sich zwischem dem Boden des Kleinhirn- und des Nachhirnbläschens aus und

stellt einen ventralwärts weit hervorragenden Wulst dar, an welchem sich später die queren Fasern der Varolsbrücke anlegen.

Die Grösse der Krümmungen ist bei den verschiedenen Classen der Wirbelthiere eine sehr verschiedene. So ist die Kopfbeuge bei niederen Wirbelthieren (den Cyclostomen, Fischen, Amphibien), sehr gering ausgesprochen, viel stärker dagegen bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren; namentlich aber sind beim Menschen, welcher das voluminöseste Gehirn besitzt, alle Krümmungen in sehr hohem Grade ausgeprägt.

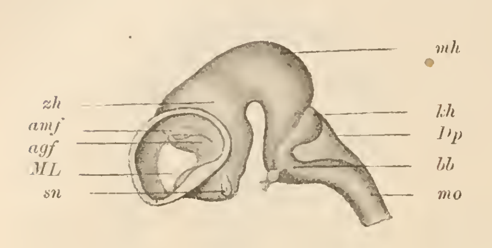


Fig. 210. Gehirn eines 16 mm langen Kaninchenembryos in der linken Seitenansicht. Die äussere Wand des linken Grosshirnmantels ist entfernt. Nach MIHALKOVICS. *sn* Sehnerv; *ML* MONRO'sches Loch; *agf* Adergeflechtsfalte; *amf* Ammonsfalte; *zh* Zwischenhirn; *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge); *kh* Kleinhirn; *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels; *bb* Brückenbeuge; *mo* Medulla oblongata.

Die fünf Hirnblasen geben die Grundlage für eine naturgemässe Eintheilung des Gehirnes ab; auf sie lassen sich seine verschiedenen Hauptabschnitte zurückführen, denn, wie das Studium der weiteren Entwicklung lehrt, geht aus dem Nachhirnbläschen die Medulla oblongata hervor, aus dem Kleinhirnbläschen der Wurm mit den beiden Kleinhirnhemisphären und der Varolsbrücke, aus dem Mittelhirnbläschen die Hirnschenkel und Vierhügel, aus dem Zwischenhirnbläschen das Zwischenhirn mit dem Trichter, der Zirbel, den Sehhügeln, aus dem Grosshirnbläschen endlich die beiden Grosshirnhemisphären.

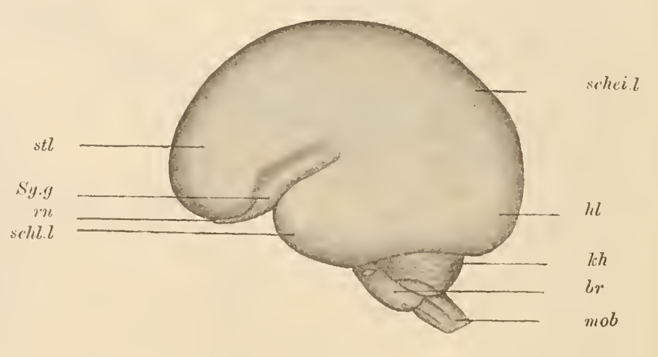


Fig. 211. Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryos aus der ersten Hälfte des fünften Monats. Natürl. Grösse. Nach MIHALKOVICS.
stl Stirnlappen; *schei.l* Scheitellappen; *hl* Hinterhauptslappen; *schl.l* Schläfenlappen; *Syg* SYLVI'sche Grube; *rn* Riechnerv; *kh* Kleinhirn; *br* Brücke; *mob* Medulla oblongata.

Bei dieser Umgestaltung werden die Hohlräume des primären Hirnrohres zu den sogenannten Ventrikeln des Gehirns: aus dem Hohlraume des vierten und fünften Bläschens leitet sich der vierte Ventrikel oder die Rautengrube ab, aus dem Hohlraume des Mittelhirnbläschens der Aquaeductus Sylvii, aus dem des Zwischenhirnes der dritte Ventrikel und aus den Hohlräumen der beiden Hemisphären endlich die beiden Seitenventrikel, die auch als erster und zweiter Ventrikel bezeichnet werden.

Eine kurze Skizze wird genügen, um zu zeigen, in welcher Weise sich die wichtigsten Hirntheile aus den fünf blasenförmigen Anlagen

entwickeln und wie hierbei histologische und morphologische Sonderungen auf das mannigfaltigste in einander greifen.

In histologischer Hinsicht bestehen ursprünglich die Wände der Bläschen in gleicher Weise, wie das Medullarrohr, überall aus dicht gedrängten, spindelförmigen Zellen. Diese erfahren hier und dort ungleiche Veränderungen. An einigen Stellen behalten sie ihren epithelialen Character bei und liefern mehrere, ausserordentlich dünne Epithellagen, wie an der Decke des Zwischen- und Nachhirns, oder wandeln sich in follikelartige Bildungen um, wie an der Zirbel (Fig. 217). Meistens wuchern sie, bald in geringerem, bald in grösserem Maassstabe, und werden zu kleineren und grösseren Lagern von Ganglienzellen und Nervenfasern. Die Vertheilung der so entstehenden grauen und weissen Substanz zeigt an den Hirnblasen nicht mehr das gleichförmige Verhalten wie am Rückenmark. Eine Uebereinstimmung giebt sich nur darin kund, dass sich in jedem Hirntheil graue Kerne finden, die, wie die vorderen und hinteren grauen Rückenmarkssäulen, von einem Mantel weisser Substanz umhüllt werden. Dazu gesellen sich aber an den zwei zur grössten Entfaltung gelangten Gehirntheilen graue, ganglienzellenhaltige Schichten, die einen oberflächlichen Ueberzug, die graue Rinde des Gross- und Kleinhirns, liefern. Hierdurch wird an einzelnen Hirnpartien die weisse Substanz zum Kern (Nucleus medullaris), die graue zur Hülle, ein Verhältniss, in welchem sich ein wichtiger Unterschied dem Aufbau des Rückenmarks gegenüber ausspricht.

Die morphologische Sonderung des Gehirns beruht auf dem sehr ungleichen Wachsthum sowohl der einzelnen fünf Blasen, als auch verschiedener Strecken ihrer Wandung. Hinter der übermächtigen Entfaltung des Grosshirnbläschens zum Beispiel bleiben die vier übrigen weit zurück und machen im Vergleich zu jenem nur einen kleinen Bruchtheil der gesammten Hirnmasse aus (Fig. 211 u. 212). Sie werden von ihm von oben und von der Seite überwachsen und wie von einem Mantel umhüllt, so dass sie nur an der Hirnbasis unbedeckt und sichtbar bleiben. Sie werden daher als Hirnstamm zusammengefasst und dem Grosshirn, welches dann den Hirnmantel bildet, gegenübergestellt.

Das ungleiche Wachsthum der Hirnwandungen äussert sich in dem Auftreten verdickter und verdünnter Stellen, in der Ausbildung besonderer Nervenstränge (Pedunculi cerebri, cerebelli etc.), in der Ausbildung grösserer und kleinerer Lager von Ganglienzellen (Thalamus opticus, Corpus striatum). Hierbei zeigt sich auch das im vierten Capitel ausführlich besprochene Princip der Faltenbildung in eigenartiger Weise durchgeführt, und zwar an den Grosshirn- und Kleinhirnhemisphären mit Einschluss des Wurms, also an den beiden Hirntheilen, die an ihrer Oberfläche mit grauer Rinde überzogen sind. Wie man aus einer grossen Reihe von Erscheinungen schliesst, hängt die Leistungsfähigkeit des Gross- und Kleinhirns mit der Ausdehnung der grauen Rinde und der in ihr regelmässig angeordneten Ganglienzellen zusammen. Hieraus erklärt sich die sehr bedeutende Oberflächenvergrösserung, welche am Gross- und Kleinhirn durch eine etwas verschiedenartige Faltenbildung herbeigeführt wird. Am Grosshirn erheben sich vom Marklager der Hemisphären (Centrum semiovale) breite Leisten (Gyri), welche, in mäandrischen Windungen angeordnet, das characteristische Relief der Oberfläche erzeugen (Fig. 227). Am Kleinhirn sind die zahlreichen, vom Markkern

ausgehenden Leisten schmal, parallel zu einander angeordnet und mit kleineren Nebenleisten zweiter und dritter Ordnung besetzt, so dass ein Querschnitt baumförmige Figuren ergibt (Arbor vitae).

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen die Umbildungen der fünf Bläschen in das Auge fassen, so wollen wir an jedem, wie es Mihalkovics in seiner Monographie der Gehirnentwicklnng durchgeführt hat, vier Abschnitte, als Boden, Decke und Seitentheile unterscheiden und mit dem fünften Bläschen beginnen, da es sich in seinem Bau am meisten an das Rückenmark anschliesst.

1) Umwandlung des fünften Hirnbläschens.

Das fünfte Hirnbläschen zeigt in verschiedenen Wirbelthierclassen am Anfang der Entwicklung (beim Hühnchen am zweiten und dritten Tag) schwache, regelmässige Einfaltungen seiner Seitenwandungen, durch welche es in mehrere kleinere, hinter einander gelegene Abtheilungen geschieden wird. Da diese später, ohne Spuren zu hinterlassen, verschwinden, wurde ihnen von älteren Forschern (Remak) eine grössere Bedeutung nicht beigelegt, wie es in jüngster Zeit von mehreren Seiten geschehen ist. Rabl und Béraneck erblicken in ihnen eine Segmentirung des Hirnrohrs, die zum Austritt gewisser Hirnnerven in Beziehung stehe und für die Frage nach der Segmentirung des gesammten Kopfabschnittes wichtig sei. Der Umstand, dass die Faltungen so vergänglich sind, scheint mir mehr für die ältere Ansicht zu sprechen.

In der weiteren Entwicklung des Nachhirnbläschens treten Boden und Seitenwandungen in einen Gegensatz zur Decke. Erstere (Fig. 212 u. 213) verdicken sich beträchtlich durch Anbildung von Nervensubstanz und sondern sich (beim Menschen im dritten bis sechsten Mo-

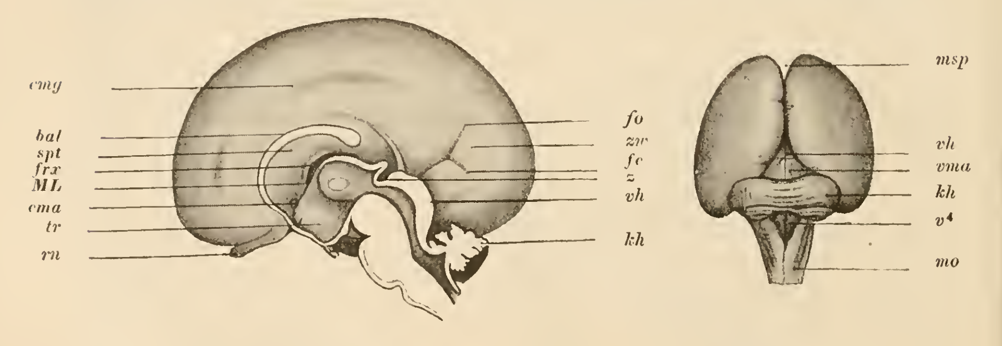


Fig. 212. Gehirn eines menschlichen Embryos aus der ersten Hälfte des fünften Monats in der Medianebene halbirt. Ansicht der rechten Innenfläche. Natürl. Grösse. Nach Mihalkovics.

rn Riechnerv; *tr* Trichter des Zwischenhirns; *cma* Commissura anterior; *ML* Monro-sches Loch; *frx* Fornix, Gewölbe; *spt* Septum pellucidum, durchsichtige Scheidewand; *bal* Balken (Corpus callosum), welcher nach abwärts am Balkenknie in die embryonale Schlussplatte übergeht; *cmg* Sulcus calloso-marginalis; *fo* Fissura occipitalis; *zw* Zwickel (Cuneus); *fc* Fissura calcarina; *z* Zirbel; *vh* Vierhügel; *kh* Kleinhirn.

Fig. 213. Gehirn eines menschlichen Embryos aus der zweiten Hälfte des dritten Monats, von hinten betrachtet. Natürl. Grösse. Nach Mihalkovics.

msp Mantelspalte; *vh* Vierhügel; *vma* Velum medullare anterius; *kh* Kleinhirnhemisphären; v^4 vierter Ventrikel (Rautengrube); *mo* Medulla oblongata.

nat) jederseits in äusserlich erkennbare, weil durch Furchen geschiedene Stränge, welche mit gewissen Modificationen die Fortsetzungen der bekannten drei Stränge des Rückenmarks sind. Die Decke des Bläschens (Fig. 214 *Dp*) erzeugt dagegen keine Nervensubstanz, behält ihre epitheliale Structur bei, verdünnt sich noch mehr und stellt beim Erwachsenen eine einfache Lage platter Zellen dar. Diese bildet den einzigen Verschluss des von oben nach unten plattgedrückten Hohlraums des Nachhirnbläschens, des vierten Ventrikels oder der Rautengrube. Sie legt sich an die untere Fläche der weichen Hirnhaut fest an und erzeugt mit ihr das hintere Adergeflecht (Tela choroidea inferior). Der Name Adergeflecht ist gewählt worden, weil die weiche Hirnhaut in dieser Gegend sehr blutgefässreich wird und mit zwei Reihen verästelter Zotten in den Hohlraum des Nachhirnbläschens hineinwuchert, immer die dünne Epitheldecke vor sich hertreibend und einfaltend.

Seitlich geht die Deckplatte oder das Epithel des Adergeflechts in die zu Nervenmassen umgewandelten Theile der Hirnbläschen über. Der Uebergang wird durch dünne Lamellen weisser Nervensubstanz vermittelt, welche den Rand der Rautengrube als Obex, Taenia, hinteres Marksegel und Flockenstiel umsäumen. Wenn man mit der weichen Hirnhaut auch das hintere Adergeflecht von dem verlängerten Mark abzieht, so wird natürlich die daran haftende Epitheldecke des vierten Ventrikels mit entfernt, und es entsteht der hintere Hirnschlitz älterer Autoren, durch welchen man in das Hohlraumsystem von Hirn und Rückenmark eindringen kann.

2) Umwandlung des vierten Hirnbläschens.

Das vierte Hirnbläschen erfährt eine erhebliche Verdickung in allen seinen Wandtheilen und umfasst als ein in mehrere Abschnitte gesonderter Ring seinen Hohlraum, der zum vorderen Theil der Rautengrube wird (Fig. 214, 213, 212). Der Boden liefert die Brücke (*bb*), deren Querfaserung im vierten Monat deutlich wird. Aus den Seitenwandungen entstehen die Pedunculi cerebelli ad pontem. Namentlich aber wuchert die Decke in ganz ausserordentlichem Maasse und verleiht dem Kleinhirn sein eigenartiges Gepräge. Zuerst erscheint sie als ein dicker, quergelagerter Wulst (Fig. 213, 214 *kh*), der nach hinten die verdünnte

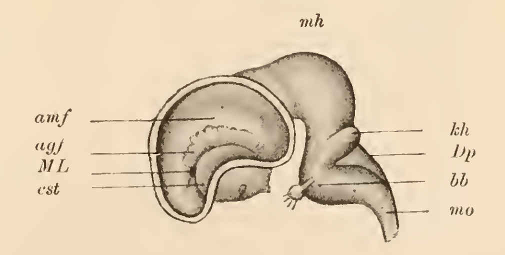


Fig. 214. Gehirn eines 5 cm langen Rindsembryos in seitlicher Ansicht. Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrösserung $^3/_1$. Nach MIHALKOVICS.
cst Streifenhügel; *ML* MONRO'sches Loch; *agf* Adergeflechtsfalte (Plexus choroideus lateralis; *amf* Ammonsfalte; *kh* Kleinhirn; *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels; *bb* Brückenbeuge; *mo* Medulla oblongata.

Decke des verlängerten Marks überragt. Im dritten Monat erhält der mittlere Theil des Wulstes durch Einsenkung der Gefässhaut vier tiefe Querfurchen (Fig. 213) und setzt sich so als Wurm gegen die noch glatt erscheinenden Seitentheile (*kh*) ab. Diese eilen von jetzt ab im

Wachsthum dem Mitteltheil voraus, wölben sich als zwei Halbkugeln zu beiden Seiten hervor und werden, indem sie vom vierten Monat an Querfurchen erhalten, zu den voluminösen Kleinhirnhemisphären.

Wo die zu dem Wurm und den Hemisphären verdickte Decke des vierten Hirnbläschens in die Deckentheile des dritten und fünften Bläschens (Fig. 212) übergeht, wird nur wenig Nervensubstanz angebildet, und so entstehen dünne Markblättchen, welche zum hinteren Adergeflecht und zur Vierhügelplatte (*vh*) den Uebergang vermitteln, das hintere und das vordere Marksegel.

3) Umwandlung des dritten oder Mittelhirnbläschens (Fig. 214, 213, 212.)

Das Mittelhirnbläschen ist der conservativste Abschnitt des embryonalen Nervenrohrs und lässt beim Menschen nur einen kleinen Hirntheil aus sich hervorgehen. Seine Wandungen verdicken sich ziemlich gleichmässig um den Hohlraum, der eng und zur Sylvi'schen Wasserleitung wird. Die Basis mit den Seitenwänden liefert die Hirnstiele und die Substantia perforata posterior. Die Deckplatte (Fig. 213 *vh*) wird zu den Vierhügeln dadurch, dass im dritten Monat eine Medianfurche und im fünften eine sie rechtwinklig kreuzende Querfurche erscheint.

Während am Beginn der Entwicklung das Mittelhirnbläschen (Fig. 214 *mh*) in Folge der Krümmungen des Nervenrohrs die höchste Stelle einnimmt und am Kopf den Scheitelhöcker (Fig. 137 *s*) hervorruft, wird es später von oben her von den anderen voluminöser werdenden Hirntheilen, wie Kleinhirn und Grosshirn, überflügelt und in die Tiefe an die Basis des Gehirns gedrängt. (Vergleiche Fig. 214 *mh* mit Fig. 212 *vh*.)

4) Umwandlung des zweiten oder Zwischenhirn-Bläschens.

Das Zwischenhirnbläschen bleibt gleichfalls klein, geht aber eine Reihe interessanter Veränderungen ein, da, abgesehen von den Augenblasen, die aus seinen Wandungen hervorwachsen, noch zwei Anhänge von räthselhafter Bedeutung, die Zirbeldrüse und die Hypophyse, an ihm zur Entwicklung kommen.

Am Zwischenhirnbläschen wird eine beträchtlichere Menge von Nervensubstanz nur an den Seitenwandungen gebildet, die sich dadurch zu den Sehhügeln mit ihrem Ganglienlager verdicken. Zwischen ihnen erhält sich der Hohlraum des Bläschens als enge senkrechte Spalte, bekannt als dritter Ventrikel; er ist mit der Rautengrube durch die Sylvi'sche Wasserleitung verbunden. Der Bodentheil bleibt dünn und wird frühzeitig nach unten ausgestülpt; er gewinnt so die Form eines kurzen Trichters (Fig. 212 *tr*) (Infundibulum), mit dessen Spitze sich die gleich näher zu beschreibende Hypophyse verbindet.

Die Decke zeigt in ihrer Umbildung mit dem entsprechenden Theil des Nachhirnbläschens (Fig. 212) eine auffällige Uebereinstimmung. Sie erhält sich als eine einfache, dünne Epithelschicht, verbindet sich mit der gefässreichen weichen Hirnhaut, die wieder zottenförmige Wucherungen mit Gefässschlingen in den dritten Ventrikel hineinsendet, und stellt mit ihr zusammen das vordere Adergeflecht (Tela choroidea

anterior oder superior) dar. Wenn man beim Abziehen der weichen Hirnhaut auch das Adergeflecht entfernt, wird der dritte Ventrikel eröffnet; es entsteht der vordere grosse Hirnschlitz, durch welchen man, wie durch die gleichnamige Bildung am verlängerten Mark, in die Hohlräume des Gehirns eindringen kann.

Die Uebereinstimmung mit dem verlängerten Mark spricht sich noch in einem weiteren Punkte aus. Wie an diesem sich die Ränder der Deckplatte zu dünnen Markstreifen entwickeln, durch deren Vermittlung der Ansatz an der Seite der Rautengrube erfolgt, so befestigt sich auch hier das Epithel des Adergeflechts auf der Oberfläche der Sehhügel vermittelst dünner, aus markhaltigen Nervenfasern bestehender Streifen (Taeniae thalami optici).

Aus dem hintersten Theil der Deckplatte des Zwischenhirnbläschens nimmt endlich ein eigenthümliches Gebilde, die Zirbeldrüse (Fig. 212 *z*), sehr frühzeitig, beim Menschen im Laufe des zweiten Monats, ihren Ursprung. Da über dieselbe in den letzten Jahren mehrere interessante Arbeiten erschienen sind und sowohl bei den Haien, als auch namentlich bei den Reptilien auffällige Befunde zu Tage gefördert haben, so will ich in der Darstellung etwas weiter ausholen.

Die Entwicklung der Zirbeldrüse.

Zunächst ist hervorzuheben, dass die Zirbeldrüse (Glandula pinealis s. Conarium) bei keinem Wirbelthiere, den Amphioxus lanceolatus ausgenommen, vermisst wird. Ueberall legt sie sich in genau derselben Weise an. An der Decke des Zwischenhirnes, wo dasselbe sich in die Decke des Mittelhirns oder die Lamina quadrigemina fortsetzt, entsteht eine Ausstülpung (Fig. 209 u. 212 *z*), welche die Form eines Handschuhfingers besitzt, der Processus pinealis oder Zirbelfortsatz, dessen Spitze anfänglich nach vorn, später nach hinten gerichtet ist. In seinen weiteren Umbildungen zeigen sich, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, nicht unerhebliche Verschiedenheiten.

Bei den Selachiern erreicht der Zirbelfortsatz nach den Untersuchungen von Ehlers beim erwachsenen Thiere eine ungewöhnliche Länge, er schwillt an seinem blind geschlossenen Ende zu einem Bläschen an, welches bis an die Hautoberfläche hervorragt, indem es die Schädelkapsel durchbohrt. Bei manchen Haien wie Acanthias und Raja ist das blasenförmige Ende in einen Canal der Schädelkapsel selbst eingeschlossen, bei anderen liegt es ausserhalb, zwischen der Schädelkapsel und der Lederhaut. Das Ende des Bläschens steht mit dem Zwischenhirn durch einen langen, dünnen Canal in Verbindung.

Sehr mannigfachen Verhältnissen begegnet man bei den Reptilien, wie die im letzten Jahre erschienenen Untersuchungen von Spencer gelehrt haben; dieselben gestatten theils directe Anknüpfungspunkte an die Selachier, theils zeigen sie weit abgeänderte Befunde. Auch hier ist die Zirbeldrüse ein Gebilde von bedeutender Länge, das mit seinem peripheren Ende weit ab vom Zwischenhirn unter der Epidermis liegt; durch die Schädeldecke tritt sie durch eine Oeffnung nach aussen, welche im Scheitelbein liegt und als Foramen parietale bezeichnet wird. Die Lage des letzteren lässt sich am Kopf des lebenden Thieres in vielen Fällen leicht bestimmen, weil hier die Horn-

schuppen eine besondere Beschaffenheit und Form gewinnen und vor allen Dingen durchsichtig sind.

In der besonderen Gestaltung des Organs sind im Wesentlichen drei Typen zu unterscheiden.

Bei manchen Reptilien, wie bei Platydactylus, ist die Zirbeldrüse wie bei den Haien beschaffen: ein peripheres kleines Bläschen, das im Foramen parietale eingeschlossen und von flimmernden Cylinderzellen ausgekleidet ist, hängt durch einen langen, hohlen Stiel mit der Decke des Zwischenhirns zusammen.

Bei anderen Reptilien, wie bei Chamäleon, ist das Organ in 3 verschiedene Abschnitte differenzirt (Fig. 215): erstens in ein kleines geschlossenes Bläschen (*bl*), das unter einer durchsichtigen Schuppe (*x*)

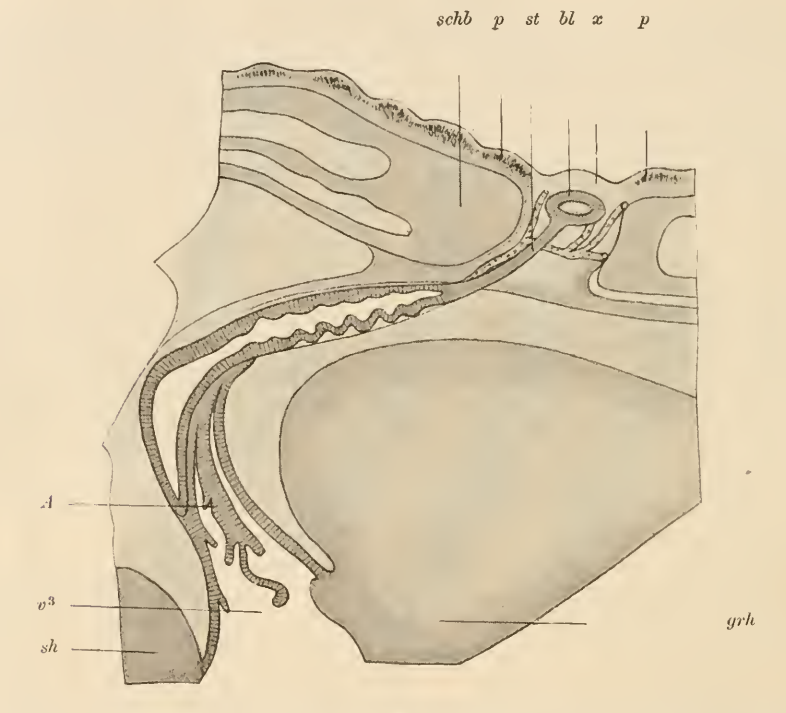


Fig. 215. Schematischer Längsschnitt durch das Gehirn von Chamaeleo vulgaris mit der Zirbel, die in 3 Abschnitte, einen blasenartigen, strangartigen und schlauchartigen gesondert ist. Nach Baldwin Spencer.

schb Scheitelbein mit dem Foramen parietale; *p* Pigment der Haut; *st* strangartiger mittlerer Abschnitt der Zirbel; *bl* blasenartiger Endabschnitt der Zirbel; *x* durchsichtige Stelle der Haut; *grh* Grosshirn; *sh* Sehhügel; v^3 dritter Ventrikel, der sich nach oben in den schlauchartigen Anfangstheil (*A*) der Zirbel fortsetzt.

im Foramen parietale liegt und von Flimmerepithel ausgekleidet ist; zweitens in einen soliden Strang (*st*), der aus Fasern und spindligen Zellen besteht und mit dem embryonalen Sehnerven eine gewisse Aehnlichkeit besitzt, und drittens in einen hohlen, trichterförmigen Fortsatz (*A*) der Zwischenhirndecke, welcher noch hie und da buchtige Erweiterungen zeigt.

Bei einer dritten Abtheilung von Reptilien, bei Hatteria, Monitor,

bei der Blindschleiche und Eidechse, geht der blasenartige Endtheil der Zirbel eine auffallende Umbildung ein, durch welche er mit dem Auge mancher wirbelloser Thiere eine gewisse Aehnlichkeit erhält (Fig. 216).

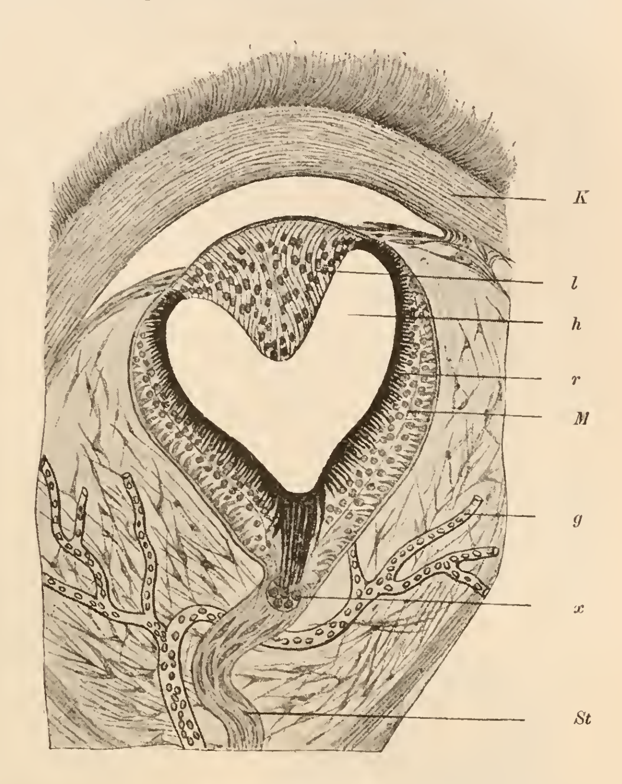


Fig. 216. Längsschnitt durch die Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von Hatteria punctata. Schwach vergrössert. Nach BALDWIN SPENCER.

Der vordere Theil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus.

K bindegewebige Kapsel; *l* Linse; *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges; *r* retinaähnlicher Theil der Augenblase; *M* Molecularschicht der Retina; *g* Blutgefässe; *x* Zellen im Stiel des Pinealauges; *St* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealauges.

Derjenige Abschnitt seiner Wand, welcher der Körperoberfläche am nächsten liegt, ist zu einem linsenartigen Körper (*l*), der gegenüber befindliche, in den faserigen Strang (*st*) übergehende Wandtheil dagegen zu einer retinaähnlichen Bildung (*r*) umgestaltet worden. Die Linse (*l*) ist dadurch entstanden, dass sich an der vorderen Wand der Blase die Epithelzellen zu Cylinderzellen und einkernigen Fasern verlängert und dabei einen mit convexer Fläche in die Höhle der Blase vorspringenden Hügel hervorgerufen haben. Am hinteren Abschnitt sind die Epithelzellen in verschiedene Schichten gesondert, von denen sich die innerste durch reichlichen Gehalt an Pigment auszeichnet. Zwischen die pigmentirten Zellen sind andere eingebettet, die sich den Stäbchen der Sehzellen des paarigen Auges bei Wirbelthieren vergleichen lassen und nach abwärts mit Nervenfasern in Zusammenhang zu stehen scheinen.

Die Forscher, die sich mit der Zirbeldrüse beschäftigt haben, wie RABL-RÜCKHARDT, AHLBORN, SPENCER u. a., sind denn auch der Ansicht, dass wir es in der Zirbel mit einem unpaaren Parietalauge zu thun haben, welches sich in manchen Classen, wie z. B. bei den Reptilien, in einem leidlichen Grade erhalten zeigt, bei den meisten Wirbelthieren, dagegen in Rückbildung begriffen ist.

Dass wir es bei den Reptilien mit einem Organ zu thun haben,

das auf Licht reagirt, erscheint nicht unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, dass an der Stelle des Schädels, wo das Foramen parietale liegt, in Folge der Durchsichtigkeit der Hornschüppchen Lichtstrahlen durch die Haut hindurchzudringen vermögen. Auch spricht hierfür die Anwesenheit des linsenförmigen Körpers und des Pigments. Ob aber das Organ zum Sehen dient, oder nur dazu, Wärmeeindrücke zu vermitteln, ob es also mehr ein Wärmeorgan als ein Auge ist, muss augenblicklich wohl dahingestellt bleiben. Noch mehr aber ist es eine offene Frage, ob das Wärmeorgan eine Bildung ist, die sich nur als eine besondere Einrichtung an dem Zirbelfortsatz der Reptilien, wie zum Beispiel das Hörbläschen am Schwanz von Mysis, einer Crustacee, entwickelt hat, oder ob es eine ursprünglich allen Wirbelthieren gemeinsame Einrichtung darstellt. In letzterem Falle müssten weit verbreitete Rückbildungsprocesse angenommen werden. Denn bis jetzt ist in anderen Wirbelthierclassen etwas Aehnliches, wie bei den Reptilien, nicht aufgefunden worden.

Bei den Vögeln und Säugethieren geht der Zirbelfortsatz Umwandlungen ein, welche ein Organ von drüsiger, folliculärer Structur entstehen lassen.

Bei den Vögeln (Fig. 217) erreicht er nie eine so bedeutende Länge wie bei den Selachiern und Reptilien; an seiner Oberfläche treibt er in einem bestimmten Stadium in das umgebende, mit Blutgefässen reich versehene Bindegewebe Zellsprossen hinein, die sich weiter durch Sprossung vermehren und schliesslich in zahlreiche kleine Follikel zerfallen (Fig. 217 *f*). Diese bestehen aus mehreren Lagen von Zellen, zu äusserst aus kleinen, rundlichen, kugeligen Elementen, zu innerst aus cylindrischen, flimmernden Zellen. Der Anfangstheil des Zirbelfortsatzes wird von der folliculären Umbildung nicht mit betroffen und erhält sich als eine trichterförmige Aussackung an der Decke des Zwischenhirns; mit seinem oberen Ende sind durch Bindegewebe die einzelnen vom Mutterboden abgeschnürten folliculären Bläschen verbunden.

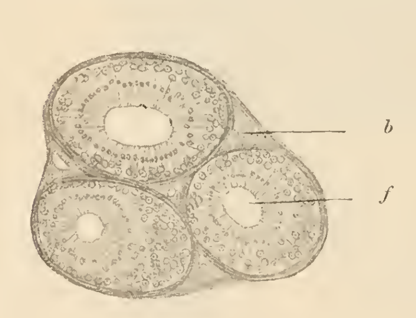


Fig. 217. Schnitt durch die Zirbel des Truthahns. 180fach vergrössert. Nach Mihalkovics.
f Follikel der Zirbel mit ihren Höhlungen; *b* Bindegewebe mit Blutgefässen.

Bei Säugethieren findet die Entwicklung in ähnlicher Weise wie beim Hühnchen statt. Beim Kaninchen entstehen auch Follikel, die zuerst eine kleine Höhlung einschliessen, später aber solid werden. Sie sind dann ganz von kugeligen Zellen ausgefüllt, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit Lymphkörperchen besitzen. Daher ist von Manchen (Henle) auch die Vermuthung ausgesprochen worden, dass man es in der Zirbel mit einem lymphoiden Organe zu thun habe, eine Vermuthung, die indessen durch das Studium der Entwicklung widerlegt wird, denn die Follikel sind genetisch rein epitheliale Bildungen.

Beim Erwachsenen kommt es im Innern der einzelnen Follikel zur Abscheidung von Concrementen, dem Hirnsand (Acervulus cerebri).

Beim Menschen zeigt die Zirbel noch hinsichtlich ihrer Lage eine Eigenthümlichkeit. Während ursprünglich der Zirbelfortsatz mit seinem freien Ende nach vorn gerichtet ist und sich in dieser Stellung auch bei den übrigen Wirbelthieren erhält, gewinnt er beim Menschen eine entgegengesetzte Stellung, indem er sich nach rückwärts auf die Oberfläche der Vierhügelplatte herüberlegt. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, dass durch die übermächtige Entwicklung des Balkens die Drüse zurückgedrängt wird.

Wenn die Bedeutung der Zirbel noch räthselhaft ist, so gilt das Gleiche vom Hirnanhang oder der Hypophyse, welche, wie schon oben erwähnt wurde, mit dem Boden des Zwischenhirns und zwar mit der Spitze des Trichterfortsatzes verbunden ist.

Die Entwicklung des Hirnanhangs, der Hypophysis.

Die Hypophyse ist ein Organ, welches einen doppelten Ursprung hat. Dies spricht sich auch in ihrem ganzen Aufbau aus, da sie sich aus einem grösseren, vorderen und einem kleineren, hinteren Lappen zusammensetzt, die beide in ihren histologischen Eigenschaften grundverschieden sind.

Um ihre erste Anlage zu beobachten, ist es nothwendig, auf ein sehr frühes Stadium (Fig. 208) zurückzugehen, in welchem die Mundbucht eben erst entstanden und durch die Rachenhaut (*rh*) von der Kopfdarmhöhle noch getrennt ist. In dieser Zeit ist an den Hirnbläschen bereits die Kopfkrümmung eingetreten, die Chorda dorsalis (*ch*) endet mit ihrer vorderen Spitze unmittelbar hinter dem Ansatz der Rachenhaut. Vor demselben liegt nun die wichtige Stelle, an welcher sich, wie zuerst Götte und Mihalkovics festgestellt haben, der Hirnanhang entwickelt. Derselbe ist daher ein Product des äusseren Keimblattes und nicht, wie früher immer angegeben wurde, ein Erzeugniss der Kopfdarmhöhle.

Die ersten einleitenden Schritte zur Bildung der Hypophyse geschehen bald nach dem Durchriss der Rachenhaut (Fig. 209 und 218), von welcher noch einige unbedeutende Reste an der Schädelbasis als die sogenannten primitiven Gaumensegel erhalten bleiben. Nach vorn von diesen entwickelt sich nun (beim Hühnchen am vierten Tage der Bebrütung) eine kleine Ausstülpung, die der Basis des Zwischenhirns (*tr*) entgegenwächst, die Rathke'sche Tasche oder die Hypophysentasche (*hy*). Sie vertieft sich darauf, beginnt sich von ihrem Mutterboden

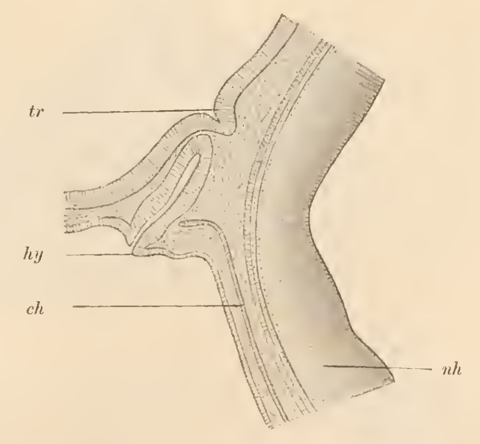


Fig. 218. Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 12 mm langen Kaninchenembryo. 50fach vergrössert. Nach Mihalkovics.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter; *nh* Boden des Nachhirns; *ch* Chorda; *hy* Hypophysentasche.

abzuschnüren und in ein Säckchen umzugestalten, dessen Wand aus mehreren Lagen von Cylinderzellen zusammengesetzt ist (Fig. 219).

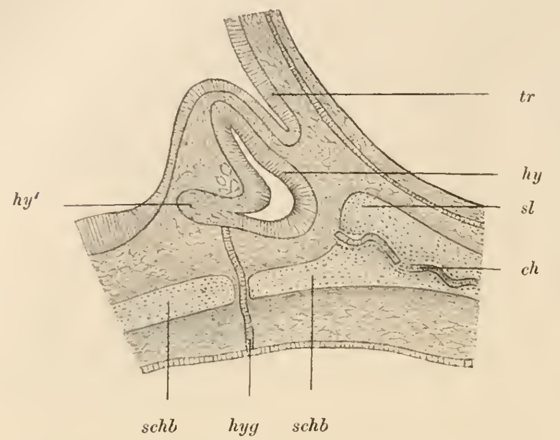


Fig. 219. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 20 mm langen Kaninchenembryos. 55fach vergrössert. Nach Mihalkovics.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter; *hy* Hypophysis; *hy'* Theil der Hypophysis, an welchem die Bildung der Drüsenschläuche beginnt; *hyg* Hypophysengang; *schb* Schädelbasis; *ch* Chorda; *sl* Sattellehne.

Das Hypophysensäckchen (*hy*) bleibt noch längere Zeit mit der Mundhöhle durch einen engen Gang (*hy.g*) in Verbindung. Auf späteren Stadien aber wird die Verbindung bei den höheren Wirbelthieren gelöst, indem das embryonale Bindegewebe, welches die Grundlage für die Entwicklung des Kopfskelets hergiebt, sich verdickt und das Säckchen von der Mundhöhle weiter abdrängt (Fig. 219 u. 220). Wenn dann in dem Bindegewebe der Verknorpelungsprocess erfolgt, durch welchen die knorpelige Schädelbasis (*schb*) angelegt wird, kommt das

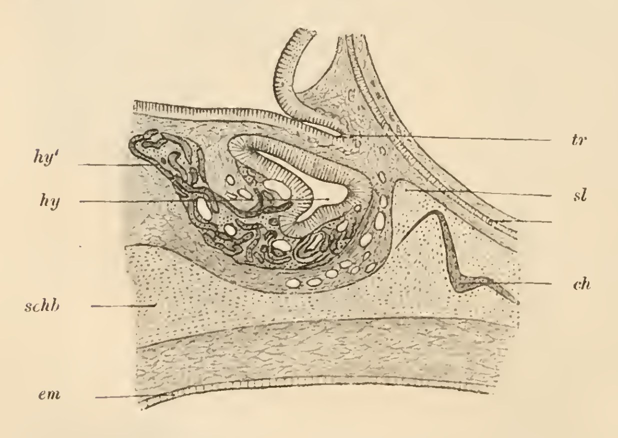


Fig. 220. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 30 mm langen Kaninchenembryos. 40fach vergröss. Nach Mihalkovics.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter; *hy* ursprünglicher taschenartiger Theil der Hypophysis; *hy'* die aus der Hypophysentasche hervorgesprossten Drüsenschläuche; *sl* Sattellehne; *ch* Chorda; *schb* knorpelige Schädelbasis; *em* Epithel der Mundhöhle.

Hypophysensäckchen (*hy*) nach oben von dieser an die untere Fläche des Zwischenhirns (*tr*) zu liegen. Damit ist auch der Zeitpunkt gekommen, in welchem der Hypophysengang (*hyg*), der mittlerweile sein Lumen verloren hat, zu schrumpfen und sich zurückzubilden beginnt (Fig. 220); bei vielen Wirbelthieren indessen, wie bei den Selachiern, erhält er sich zeitlebens und stellt einen hohlen Canal dar, der die knorpelige Schädelbasis durchbohrt und sich mit dem Epithel der Mund-

schleimhaut verbindet. In ausserordentlich seltenen Fällen findet sich auch beim Menschen ein Canal im Keilbeinkörper erhalten, der von der Sattelgrube zur Schädelbasis führt und eine Verlängerung der Hypophyse aufnimmt (Suchannek).

Dem Hypophysensäckchen ist frühzeitig vom Zwischenhirn (Fig. 218 und 220) her eine Ausstülpung, der Trichter (*tr*) genannt, entgegengewachsen und hat sich seiner hinteren Wand angelegt und sie nach der vorderen, entgegengesetzten Wand zu eingestülpt.

An dieses erste Stadium schliesst sich dann das zweite an, in welchem sich das Säckchen und das anliegende Trichterende zu den beiden oben erwähnten Lappen des fertigen Organes umbilden.

Das Säckchen beginnt von seiner Oberfläche in das umgebende, sehr blutgefässreiche Bindegewebe hohle Schläuche zu treiben, (die Hypophysenschläuche) (Fig. 219, 220 *hy'*). Dieselben lösen sich dann von der Säckchenwandung ab, indem sie ringsum von blutgefässreichem Bindegewebe eingeschlossen werden. In dieser Beziehung gleicht der Entwicklungsgang im Grossen und Ganzen dem der Schilddrüse; nur dass hier die Stelle der kugeligen Follikel durch schlauchartige Bildungen ersetzt wird. Nachdem sich das ganze Säckchen in eine grössere Anzahl kleiner, gewundener, mit engem Lumen versehener Schläuche aufgelöst hat, legt sich der so entstandene Lappen dem unteren Ende des Trichters innig an und wird mit demselben durch Bindegewebe verbunden.

Das Trichterende selbst gestaltet sich bei niederen Wirbelthieren zu einem kleinen Hirnlappen um, in welchem sich auch Ganglienzellen und Nervenfasern nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbelthieren dagegen ist keine Spur von solchen Gewebstheilen im hinteren Lappen der Hypophyse aufzufinden, vielmehr besteht er hier aus dicht neben einander gelagerten spindeligen Zellen, wodurch er eine grosse Aehnlichkeit mit einem Spindelzellensarkom gewinnt.

5) Die Entwicklung des ersten oder Grosshirnbläschens.

Die bedeutendsten Veränderungen, deren Verständniss zum Theil mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist, gehen an dem Grosshirnbläschen vor sich. Dasselbe (Fig. 221) zerfällt gleich bei seiner Entstehung, wie schon früher erwähnt wurde, in eine linke und eine rechte Abtheilung dadurch, dass von vorn und von oben her seine Wandung durch einen senkrechten Fortsatz der bindegewebigen Umhüllung des Gehirns, durch die primitive Sichel (*msp*), nach unten eingestülpt wird. Die beiden Abtheilungen oder die Hemisphärenbläschen (*hms*) stossen mit ihren medialen Flächen dicht an einander, nur getrennt durch die von der Sichel ausgefüllte schmale Mantelspalte (*m sp*); sie platten sich gegenseitig ab, während ihre seitlichen und unteren Flächen convex sind. Plane und convexe Fläche gehen mit der scharfen Mantelkante in einander über.

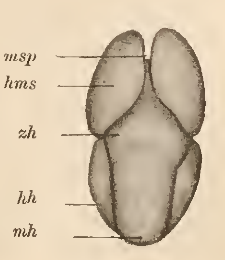


Fig. 221. Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryos vom Scheitel betrachtet. Nach Mihalkovics.
msp Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlussplatte sieht; *hms* linke Hemisphäre; *zh* Zwischenhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinter- und Nachhirn.

Die Hemisphärenblasen haben zuerst dünne, von mehreren Lagen spindeliger Zellen gebildete Wandungen (Fig. 222, 1) und schliessen eine jede einen weiten Hohlraum, der sich aus dem Centralcanal des Nervenrohrs

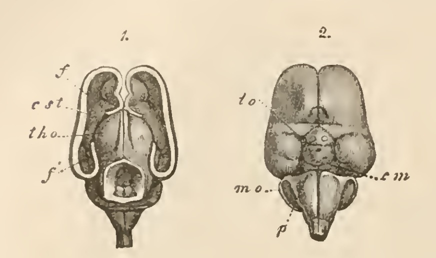


Fig. 222. Gehirn eines dreimonatlichen, menschlichen Embryos in natürlicher Grösse. Nach Kölliker.
1. Von oben mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirn. 2. Dasselbe von unten. *f* vorderer Theil des abgeschnittenen Randbogens des Grosshirns; *f'* hinterer Theil des Randbogens (Ammonshorn); *tho* Sehhügel; *cst* Streifenhügel; *to* Tractus opticus; *cm* Corpora mammillaria; *p* Varolsbrücke.

herleitet, den Seitenventrikel, ein (Fig. 222). Indem diese von älteren Autoren auch als erster und zweiter Ventrikel gezählt worden sind, erklärt es sich, warum der Hohlraum des Zwischenhirns und des verlängerten Marks als dritter und vierter Ventrikel bezeichnet werden. Die beiden Seitenventrikel stehen beim Menschen in den ersten Monaten durch eine weite Oeffnung, das primitive Monro'sche Loch (Fig. 210 *ML*), jederseits mit dem dritten Ventrikel in Verbindung.

Vor dem Monro'schen Loch liegt der Theil der Wandung des Grosshirnbläschens, welcher durch die Entstehung der Mantelspalte nach innen eingestülpt worden ist; er vermittelt einerseits die vordere Verbindung der beiden Hemisphärenbläschen, andererseits schliesst er den dritten Ventrikel nach vorn ab und heisst daher die vordere Verschlussplatte (Lamina terminalis). Nach abwärts geht diese in die vordere Wand vom Trichter des Zwischenhirns über.

In der weiteren Entwicklung jedes Hemisphärenbläschens greifen vier Processe in einander: 1) ein ausserordentliches Wachsthum und eine dadurch herbeigeführte Vergrösserung nach allen Richtungen des Raumes, 2) eine Einfaltung der Blasenwand, so dass äusserlich tiefe Spalten (die Totalfurchen oder Fissuren), im Innern der Blase Vorsprünge in die Seitenventrikel zu Stande kommen, 3) die Entstehung eines Commissurensystems, durch welches rechte und linke Hemisphäre in engere Verbindung gebracht werden (Balken und Gewölbe), 4) die Bildung von Furchen, welche mehr oder minder weit von aussen in die Grosshirnrinde einschneiden, aber keine entsprechenden Hervorragungen in der Wandung der Ventrikel veranlassen.

Was das embryonale Wachsthum der Hemisphärenbläschen im Allgemeinen anlangt, so macht sich dasselbe besonders in einer Vergrösserung nach rückwärts geltend. Im dritten Monat überlagert der hintere Lappen schon vollständig den Sehhügel (Fig. 213), im fünften Monat beginnt er sich über die Vierhügel auszudehnen (Fig. 212), die er im sechsten Monat ganz zudeckt. Von hier schiebt er sich über das Kleinhirn herüber (Fig. 227). Nicht bei allen Säugethieren zeichnet sich das Grosshirn durch ein so ausserordentliches Wachsthum wie beim Menschen aus, vielmehr lehrt die vergleichende Anatomie, dass die oben von den verschiedenen Monaten beschriebenen Entwicklungsstadien des menschlichen Grosshirns sich als dauernde Einrichtungen bei anderen Säugethieren wiederfinden.

Bei einigen reichen die Hemisphären mit ihrem hinteren Rande nur bis zu den Vierhügeln heran, bei anderen decken sie dieselben theilweise oder ganz zu; bei anderen schliesslich sind sie noch mehr oder minder weit über das Kleinhirn herübergewachsen. Im Grossen und Ganzen geht die bei den Säugethieren so verschiedenartige Volumentfaltung des Grosshirns mit einer Zunahme der Intelligenz Hand in Hand.

Eine grössere Gliederung erfahren die Hemisphärenblasen im Laufe des dritten Monats durch Einfaltungen ihrer dünnen, einen weiten Hohlraum einschliessenden Wandungen. Dadurch entstehen auf der Aussenfläche tiefe Furchen, welche grössere Bezirke von einander abgrenzen und von His als Totalfurchen oder Fissuren bezeichnet und in ihrer Bedeutung für den Hirnbau richtig gewürdigt worden sind. Den an der Oberfläche sichtbaren Furchen entsprechen mehr oder minder bedeutende Vorsprünge an der Innenfläche der Seitenventrikel, durch welche diese eingeengt und verkleinert werden. Die Totalfurchen der Grosshirnhemisphären sind die Sylvi'sche Grube (Fossa Sylvii), die Bogen- oder Ammonsfurche (Fissura Hippocampi), die Fissura choroidea, die Fissura calcarina und die Fissura parieto-occipitalis. Die durch sie bedingten Vorsprünge heissen der Streifenhügel (Corpus striatum), Gewölbe (Fornix) und Ammonshorn (Pes hippocampi), Tela choroidea, die Vogelklaue (Calcar avis). Ein Vorsprung, welcher beim Embryo der Fissura parieto-occipitalis entspricht, wird beim Erwachsenen durch eine bedeutendere Verdickung der Hirnwandung wieder ausgeglichen, so dass keine bleibende Bildung aus ihm hervorgeht.

Am frühzeitigsten legt sich die Sylvi'sche Grube an (Fig. 223 *Sy.g*). Sie erscheint als ein flacher Eindruck an der convexen äussern Fläche, etwa in der Mitte der unteren Kante jeder Hemisphäre. Der

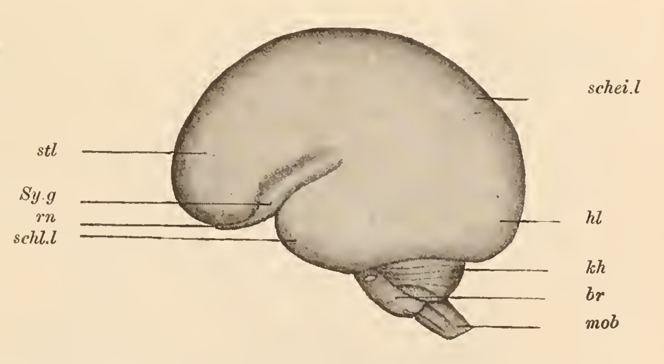


Fig. 223. Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryos aus der ersten Hälfte des fünften Monats. Natürl. Grösse. Nach Mihalkovics.
stl Stirnlappen; *schei.l* Scheitellappen; *hl* Hinterhauptslappen; *schl.l* Schläfenlappen; *Syg* Sylvi'sche Grube; *rn* Riechnerv; *kh* Kleinhirn; *br* Brücke; *mob* Medulla oblongata.

hierdurch in die Tiefe gerückte Wandtheil verdickt sich bedeutend (Fig. 214 u. 222 *c*, *st* u. 225 *c*, *st*) und bildet einen am Boden des Grosshirns jederseits nach innen vorspringenden Hügel (das Corpus striatum), in welchem mehrere Kerne grauer Substanz (der Nucleus caudatus, N. lentiformis und das Claustrum) zur Entwicklung kommen. Da der Hügel an der Basis des Hirns liegt und die unmittelbare Fortsetzung der Sehhügel nach vorn und nach der Seite zu bildet, wird er noch mit zum Hirnstamm hinzugerechnet und als Stammtheil der Grosshirnhemisphären dem übrigen als dem Manteltheil entgegengestellt. Die äussere Oberfläche des Stammtheils, welche eine Zeitlang beim Embryo,

solange die SYLVI'sche Grube noch flach ist, von aussen zu sehen ist (Fig. 223 *Sy.g*), dann aber bei fortschreitender Vertiefung der Grube von deren Rändern ganz umwachsen und verdeckt wird, erhält später mehrere Rindenfurchen und wird zur REILI'schen Insel (Insula Reilii) oder dem Stammlappen.

Um die Insel breitet sich gleichsam, wie um einen festen Punkt, der Manteltheil bei seiner Vergrösserung aus und umgibt sie in Form eines nach unten geöffneten Halbringes (Fig. 223); er hat deshalb auch den Namen des Ringlappens erhalten. An diesem lassen sich jetzt auch schon recht gut die allerdings noch nicht scharf abgegrenzten Bezirke der vier Hauptlappen unterscheiden, in welche man später die convexe Oberfläche jeder Hemisphäre eintheilt. Das nach vorn gerichtete und über der SYLVI'schen Grube (*Sy.g*) gelegene Ende des Halbrings ist der Stirnlappen (*st.l.*) (Lobus frontalis), das entgegengesetze, die Grube von unten und hinten umfassende Ende ist der Schläfenlappen (*schl.l.*), die nach oben gerichtete Uebergangsstelle beider der Scheitellappen (*schei.l.*). Ein Höcker, der sich vom Ringlappen aus nach hinten entwickelt, wird zum Hinterhauptslappen (*h.l.*).

Der äusseren Form jeder Hemisphäre entsprechend, hat sich auch der Seitenventrikel verändert (Fig. 224). Auch er stellt einen Halbring dar, welcher den Streifenkörper (*c.st*), den durch die SYLVI'sche Grube nach innen gedrängten Wandtheil der Blase, von oben und hinten umfasst. An seinen beiden Enden ist er ein wenig kolbenartig erweitert, nach vorn zu dem im Stirnlappen gelegenen Vorderhorn, nach hinten und unten zu dem zum Schläfenlappen gehörenden Unterhorn. Vom Halbring entwickelt sich endlich noch nach rückwärts eine kleine Ausstülpung, die in den Hinterhauptslappen eindringt, das Hinterhorn. Die zwischen den Hörnern befindliche engere Stelle nennt man die Cella media.

Die ausser der SYLVI'schen Grube oben bereits aufgezählten Totalfurchen kommen alle an der planen Fläche der Hemisphärenblasen zur Entwicklung.

Am frühzeitigsten von ihnen entstehen an ihr zwei mit der Mantelkante beinahe parallel verlaufende Furchen, die Ammonsfurche und die Adergeflechtsfurche (Fissura Hippocampi und Fissura choroidea); beide schliessen sich in ihrem Verlauf dem Ringlappen auf das genaueste an und umfassen gleich ihm von oben her halbmondförmig den Stammtheil des Grosshirns, den Streifenhügel. Sie beginnen am MONRO'schen Loch und reichen von da bis zur Spitze des Schläfenlappens.

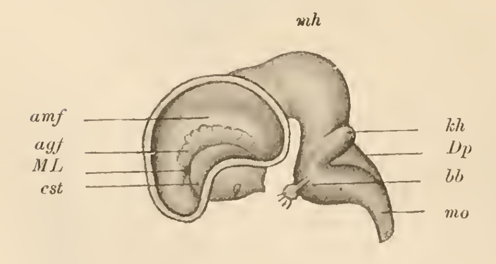


Fig. 224. Gehirn eines 5 cm langen Rindsembryos in seitlicher Ansicht. Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrösserung $^8/_1$. Nach MIHALKOVICS.
cst Streifenhügel; *ML* MONRO'sches Loch; *agf* Adergeflechtsfalte (Plexus choroideus lateralis; *amf* Ammonsfalte; *kh* Kleinhirn; *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels; *bb* Brückenbeuge; *mo* Medulla oblongata.

Sie umgrenzen einen als Wulst vortretenden Bezirk an der medianen Oberfläche der Hemisphäre, der als Randbogen bezeichnet wird und bei der Entwicklung des Commissurensystems eine Rolle spielt. Die durch

die Fissuren bedingten Einstülpungen der medialen Ventrikelwand, die Ammonsfalte und die seitliche Adergeflechtsfalte erkennt man am besten, wenn man bei einem menschlichen Embryo von drei Monaten die seitliche Hemisphärenwand abträgt und so die mediale Fläche des noch ausserordentlich weiten ringförmig gestalteten Seitenventrikels überschauen kann (Fig. 224). Man sieht dann die Höhle zum Theil ausgefüllt durch eine röthliche, gekräuselte Falte (*agf.*), welche, halbmondförmig gekrümmt, von oben her dem Streifenhügel *(c.st)* aufliegt. Im Bereich der Falte erfährt die Hirnwand ähnliche Veränderungen (Figur 225 *pl* u. Figur 226), wie an der Decke des verlängerten Marks

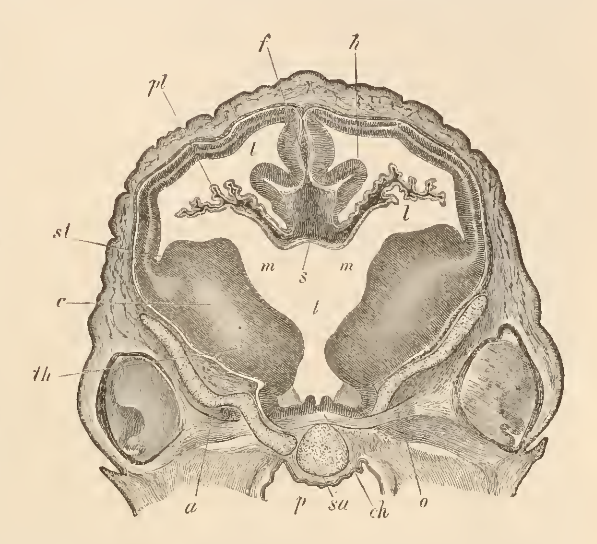


Fig. 225. Querschnitt durch das Gehirn eines Schafembryos von 2,7 cm Länge. Nach Kölliker.

Der Schnitt geht durch die Gegend des Foramen Monroi.

st Streifenhügel; *m* Monro-sche Oeffnungen; *t* dritter Ventrikel; *pl* Chorioïdplexus des Seitenventrikels; *f* Hirnsichel; *th* tiefster vorderer Theil des Sehhügels; *ch* Chiasma; *o* Sehnerv; *c* Hirnstielfaserung; *h* Ammonshorn; *p* Pharynx; *sa* Präsphenoid; *a* Orbitosphenoid; *s* ein Theil des Hirndaches an der Vereinigungsstelle des Daches des dritten Ventrikels mit der Lamina terminalis; *l* Seitenventrikel.

und des Zwischenhirnbläschens. Sie verdünnt sich, anstatt sich zu verdicken und Nervensubstanz zu entwickeln, und geht in eine einfache Lage platter Epithelzellen über, welche sich mit der weichen Hirnhaut

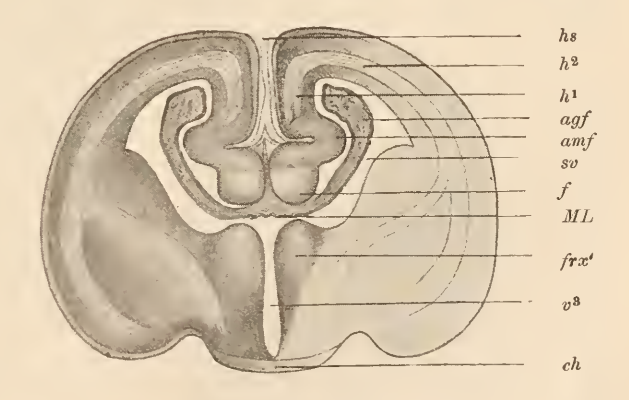


Fig. 226. Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Kaninchenembryo. Vergr. 9/1. Nach Mihalkovics.

Der Schnitt geht durch die Monro'schen Löcher. *hs* grosse Hirnsichel, welche die Mantelspalte ausfüllt; h^1, h^2 plane Innenwand, convexe Aussenwand der Grosshirnhemisphäre; *agf* Adergeflechtsfalte; *amf* Ammonsfalte; *f* Gewölbe (fornix); *sv* Seitenventrikel; *ML* Monro'sches Loch; v^3 dritter Ventrikel; *ch* Chiasma (Sehnervenkreuzung); *frx'* Absteigende Wurzel des Gewölbes.

fest verbinden. Diese wird längs der ganzen Falte wieder sehr blutgefässreich und wuchert mit Zotten in den Seitenventrikel hinein. So

entsteht das seitliche Adergeflecht (Plexus choroideus lateralis) (Fig. 225 *pl*), das später beim Erwachsenen einen Theil der Cella media und des Unterhorns ausfüllt. Am MONRO'schen Loche (Fig. 224 *ML*) beginnend, hängt es hier mit dem vorderen unpaaren Adergeflecht zusammen, welches sich in der Decke des Zwischenhirnbläschens entwickelt hat. Wenn man aus der Adergeflechtsfurche die weiche blutgefässreiche Hirnhaut herauszieht, zerstört man gleichzeitig die zu einem Epithel verdünnte Hirnwand und erzeugt an der medialen Fläche der Hemisphäre einen klaffenden Spalt, welcher vom MONRO'schen Loch bis zur Spitze des Schläfenlappens reicht und in den Seitenventrikel von aussen hineinführt. Es ist die seitliche Hirn- oder die grosse Hemisphärenspalte. (Fissura cerebri transversa.)

Parallel zum Adergeflecht und in geringer Entfernung von ihm sieht man bei der oben angegebenen Präparationsweise die Ammonsfalte (Fig. 224 u. 226 *amf* u. Fig. 225 *h*). Diese nimmt nach der Spitze des Unterhorns an Grösse zu und liefert beim ausgebildeten Gehirn das Ammonshorn. (Cornu Ammonis oder Pes hippocampi.) Somit wird der im Schläfenlappen eingeschlossene Theil des Seitenventrikels in Folge einer doppelten Einfaltung seiner medialen Wand durch zwei Hervorragungen eingeengt, durch das Adergeflecht und durch das Ammonshorn. Der Epithelüberzug des ersteren geht wieder, wie am Zwischenhirn und dem verlängerten Mark allmählich, unter Entwicklung eines dünnen Markblättchens, das in der Anatomie als Fimbria beschrieben wird, in die dickere Nervensubstanz des Ammonshorns über.

Da der Hinterhauptslappen mit seiner Höhle als eine Ausstülpung des Ringlappens sich anlegt, so wird auch die ihm angehörende Fissura calcarina etwas später entwickelt als die Bogenfurche (Fig. 212 *fc*). Sie erscheint als eine Zweigfurche der letzteren am Ende des dritten Monats und verläuft in horizontaler Richtung bis nahe zur Spitze des Hinterhauptslappens. Sie stülpt die mediale Wand desselben ein und erzeugt die Vogelklaue (Calcar avis), welche in derselben Weise, wie das Ammonshorn das Unterhorn, so das Hinterhorn einengt. Am Anfang des vierten Monats gesellt sich dann noch zu ihr die Fissura occipitalis (Fig. 212 *fo*). Sie steigt vom vorderen Anfang der Fissura calcarina in verticaler Richtung zur Mantelkante empor und grenzt Hinterhaupts- und Scheitellappen scharf von einander ab.

Ein dritter Factor von grosser Bedeutung in der Entwicklung des Grosshirns ist die Bildung eines Commissurensystems, welches sich zu der ursprünglich nur durch die embryonale Schlussplatte hergestellten Verbindung beider Hemisphärenblasen noch hinzugesellt. Diejenigen Forscher, welche sich mit diesen schwierigen Verhältnissen beschäftigt haben, geben an, dass im dritten embryonalen Monat Verwachsungen zwischen den einander zugekehrten medialen Wänden der Hemisphären erfolgen. Dieselben beginnen vor dem MONRO'schen Loche innerhalb eines dreiseitigen Gebietes. Indem in diesem die Verschmelzung nur in der Peripherie erfolgt, in der Mitte aber unterbleibt, entstehen drei Hirntheile des Erwachsenen, nach vorn das Balkenknie, nach hinten die Säulen des Gewölbes, und zwischen ihnen des Septum pellucidum, mit einem spaltförmigen Hohlraum, in dessen Bereich die an einander grenzenden, hier stark verdünnten Hemisphärenwände von einander getrennt geblieben sind. Wenn diese Darstellung richtig ist, so darf der eben erwähnte Hohlraum oder der Ventriculus septi pellucidi mit den übrigen Hohlräumen des Gehirns

nicht auf eine Stufe gestellt werden; denn während diese auf den Centralcanal des embryonalen Nervenrohrs zurückzuführen sind, ist jener eine Neubildung, entstanden durch Abkapselung eines Theils des ausserhalb des Gehirns zwischen den beiden Hemisphärenblasen gelegenen Spaltraums, der engen Mantelspalte.

Eine weitere Vergrösserung des Commissurensystems vollzieht sich im fünften und sechsten Monat. Die Verwachsung schreitet jetzt von vorn nach hinten weiter fort und ergreift das Gebiet der Hemisphäreninnenwand, welches, zwischen Bogenfurche und seitlicher Adergeflechtsfurche gelegen als Randbogen bezeichnet wird. Durch Verschmelzung des vorderen Abschnittes der beiderseitigen Randbögen, welche bis zur hinteren Grenze des Zwischenhirns erfolgt, entstehen Balkenkörper und Balkenwulst, sowie das unter ihnen gelegene Gewölbe. Die den Balken von oben her begrenzende Furche (Sulcus corporis callosi) ist daher der vordere Abschnitt der Bogenfurche, während der hintere Abschnitt am Schläfenlappen später als Ammonspalte (Fissura hippocampi) bezeichnet wird.

Seiner Vollendung wird der Aufbau des Grosshirns endlich entgegengeführt durch das Auftreten zahlreicher Rindenfurchen. Diese nehmen den schon beschriebenen Totalfurchen gegenüber eine getrennte Stellung ein, weil sie, nur auf die Hirnoberfläche beschränkt, auf der Ventrikelfläche keine entsprechenden Hervorragungen veranlassen. Ihre Entwicklung beginnt, sowie die Hirnwand durch Entstehung weisser Marksubstanz vom fünften Monat sich in höherem Maasse verdickt; sie wird dadurch veranlasst, dass die graue Rinde mit ihren Ganglienzellen sich rascher in der Fläche ausbreitet als die weisse Substanz und sich daher in Falten, die Hirnwindungen oder Gyri, erhebt, in welche nur schmale Fortsätze weisser Substanz eindringen. Anfangs sind denn auch die Furchen ganz seicht und werden in demselben Maasse tiefer, als sich die Hemisphäre verdickt und die Rindenfalten mehr nach aussen hervorspringen.

Von den zahlreichen Furchen, welche das ausgebildete Gehirn darbietet, erscheinen während der Entwicklung einige früher, andere später und gewinnen hierdurch einen verschiedenen Werth für die Architectur der Gehirnoberfläche. Denn „je früher eine Furche auftritt, um so tiefer wird sie, je später um so seichter erscheint sie.“ (Pansch.) Die ersteren sind daher die bedeutungsvolleren und constanteren und sind passender Weise als Haupt- oder Primärfurchen von den später entwickelten und mehr variirenden secundären und

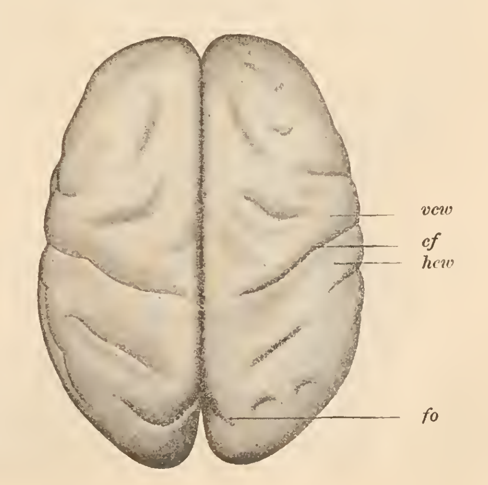


Fig. 227. Gehirn eines menschlichen Embryos aus dem Anfang des achten Monats. Vergrösserung $^3/_4$. Nach Mihalkovics.

cf Centralfurche; *vcw*, *hcw* vordere und hintere Centralwindung; *fo* Fissura occipitalis.

tertiären Furchen zu unterscheiden. Sie beginnen vom Anfang des sechsten Monats an aufzutreten. Unter ihnen erscheint am frühesten und ist eine der wichtigsten die Centralfurche (Fig. 227 *cf*), da sie Stirn- und Scheitellappen von einander abgrenzt. „Im neunten Monat sind alle Hauptfurchen und Windungen ausgebildet, und da zu dieser Zeit die Nebenfurchen noch fehlen, so gibt ein Gehirn aus dem neunten Monat ein typisches Bild der Furchen und Windungen.“ (MIHALKOVICS.)

In der Ausbildung der Furchen des Grosshirns bestehen sehr grosse Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Abtheilungen der Säugethiere. Auf der einen Seite stehen Monotremen, Insectenfresser und viele Nagethiere, deren auch sonst meist weniger entwickeltes Grosshirn eine glatte Oberfläche besitzt und so gleichsam auf einem fötalen Zustand des menschlichen Gehirns dauernd verharrt. Auf der andern Seite nähern sich die Gehirne der Raubthiere und Primaten im Reichthum ihrer Windungen dem menschlichen Gehirn.

Bei der Entwicklung des Grosshirns ist zum Schluss noch eines Anhangsorgans desselben, des Riechnerven, zu gedenken. Seiner ganzen Entstehung nach unterscheidet sich dieser Theil ebenso wie der Sehnerv von den peripheren Nerven und muss als ein besonders modificirter Abschnitt der Wand des Grosshirnbläschens aufgefasst werden. Die ältere Bezeichnung Nerv wird daher jetzt öfters auch durch den zutreffenderen Namen Riechlappen (Lobus olfactorius, Rhinencephalon) ersetzt. Schon sehr frühzeitig (beim Hühnchen am siebenten Tag der Bebrütung) bildet sich am Boden eines jeden Stirnlappens und am Vorderende desselben eine kleine, nach vorn gerichtete Ausstülpung. (Fig. 211, 212 *rn.*) Diese nimmt die Form eines Kolbens an, dessen erweiterten, der Siebplatte des Siebbeins aufliegenden Theil man als Bulbus olfactorius, dagegen den Stiel als Tractus olfactorius bezeichnet. Im Innern schliesst sie eine Höhle ein, die mit dem Seitenventrikel in Zusammenhang steht. In den ersten Monaten der Entwicklung ist der Riechlappen auch beim Menschen relativ gross und mit einer centralen Höhlung versehen. Später beginnt er gewissermaassen zu verkümmern, wie denn auch der Geruchssinn beim Menschen nur wenig entwickelt ist; er bleibt im Wachsthum stehen, wobei auch seine Höhle verschwindet. Bei den meisten Säugethieren dagegen, deren Geruchssinn ja bekanntlich viel schärfer als beim Menschen ist, erreicht der Riechlappen beim erwachsenen Thiere eine bedeutendere Grösse und lässt uns noch viel deutlicher die

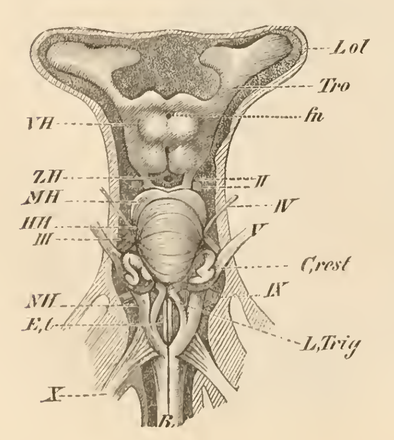


Fig. 228. Gehirn von Galeus canis in situ, Dorsalansicht. Nach ROHON.

Lol Lobus olfactorius; *Tro* Tractus nervi olfactorii; *VH* Vorderhirn, bei *fn* mit einem Foramen nutritium (Gefässloch) versehen; *ZH* Zwischenhirn; *MH* Mittelhirn; *HH* Hinterhirn; *NH* Nachhirn; *R* Rückenmark; *II* N. opticus; *III* N. oculomotorius; *IV* N. trochlearis; *V* Trigeminus; *L,Trig* Lobus trigemini; *C,rest* Corpus restiforme; *IX* Glossopharyngeus; *X* Vagus; *E,t* Eminentiae teretes.

Charactere eines Hirntheils erkennen, denn er schliesst dauernd im Bulbus eine Höhle ein, die öfters sogar (Pferd) durch einen engen Canal im Tractus olfactorius mit dem Vorderhorn in Verbindung steht.

Eine ganz ausserordentliche Entfaltung (Fig. 228) gewinnt der Riechlappen (*Lol*+*Tro*) bei den Haien, bei denen er an Grösse das Zwischen- (*ZH*) und Mittelhirn (*MH*) übertrifft. Hier gehen vom vorderen Ende des wenig entwickelten Grosshirns zwei lange, hohle Fortsätze aus (Tractus olfactorius (*Tro*) und enden in ziemlicher Entfernung vom Vorderhirn in zwei grossen, zuweilen mit Furchen versehenen, gleichfalls hohlen Lappen (*Lol*).

B) Die Entwicklung des peripheren Nervensystems.

So leicht die Entstehung von Gehirn und Rückenmark zu verfolgen ist, so gross sind die Schwierigkeiten, welche das periphere Nervensystem den auf seinen Ursprung gerichteten Untersuchungen entgegensetzt. Handelt es sich doch um histologische Vorgänge feinster Art, um das erste Auftreten markloser Nervenfibrillen und ihre Endigungsweise in zarten, aus mehr oder minder undifferenzirten Zellen zusammengesetzten Embryonen. Wer nun weiss, wie schwierig es schon ist, bei einem ausgewachsenen Thiere marklose Nervenfibrillen in Epithellagen oder im glatten Muskelgewebe zu verfolgen und über ihre Endigungsweise ins Reine zu kommen, wird es verständlich finden, dass hinsichtlich der Entwicklung der peripheren Nerven manche und gerade die interessantesten Fragen nicht spruchreif sind, weil die zu ihrer Beantwortung nothwendigen Beobachtungen noch fehlen. Nur in einem Punkt herrscht Klarheit. Er betrifft die Entwicklung der Spinalknoten, welche zuerst His und Balfour unabhängig von einander, der eine am Hühnchen, der andere bei Elasmobranchiern, erkannt haben, und über welche seitdem die im Grossen und Ganzen übereinstimmenden und auf die verschiedensten Wirbelthiere sich erstreckenden Untersuchungen von Hensen, Milnes Marshall, Kölliker, Sagemehl und Bedot veröffentlicht worden sind.

a) Die Entwicklung der Spinalknoten.

Die Entwicklung der Spinalknoten ist am Rückenmark am leichtesten zu verfolgen. Sie beginnt, wenn die Medullarrinne sich eben zum Rohr zusammenschliesst. (Fig. 171, 229.) Dann wächst eine dünne, ein bis

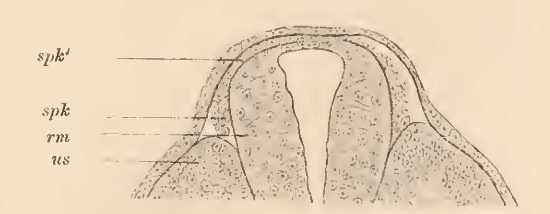


Fig. 229. Querschnitt durch einen Eidechsenembryo. Nach Sagemehl.
rm Rückenmark; *spk* unterer verdickter Theil der Nervenleiste; *spk'* oberer verdünnter Theil, der mit der Decke des Rückenmarks zusammenhängt; *us* Ursegment.

zwei Lagen dicke Zellenleiste (*spk'*, *spk*), wie Querschnittsserien lehren, zu beiden Seiten der Verwachsungsnaht aus dem Nervenrohr heraus und schiebt sich zwischen ihm und dem dicht anliegenden Hornblatt nach abwärts. Sie erreicht so die dorsale Kante der zu dieser Zeit gut aus-

gebildeten Ursegmente (*us*). Hierauf sondert sich die Nervenleiste, wie sie Balfour, oder die Ganglienleiste, wie sie Sagemehl nennt, in einzelne hinter einander gelegene Abschnitte. Es bleiben nämlich die immer zwischen zwei Ursegmenten gelegenen Strecken im Wachsthum zurück, während die in der Mitte der Segmente gelegenen Theile stärker wuchern, sich verdicken und gleichzeitig noch weiter ventralwärts wachsen, indem sie sich zwischen die Ursegmente und das Nervenrohr hineindrängen.

Sehr lehrreiche Bilder liefern auf diesem Stadium in frontaler Richtung angefertigte Längsschnitte. Einen solchen zeigt Figur 230, welche der Arbeit von Sagemehl entnommen ist. Da der zum Schneiden verwandte Eidechsenembryo um seine Längsachse stark gekrümmt war, so sind die 5 auf dem Schnitt sichtbaren Segmente in verschiedener Höhe getroffen, und zwar das mittlere tiefer als die zwei vorausgehenden und die zwei folgenden. Im ersteren ist die Ganglienanlage (*spk*) für sich abgesondert und nach vorn und hinten durch Gefässe begrenzt, während in den mehr dorsal getroffenen Segmenten nahe am Ursprung aus dem Nervenrohr die Anlagen noch unter einander in Verbindung stehen. Die Verbindung scheint bei den Elasmobranchiern am auffälligsten entwickelt zu sein und sich am längsten zu erhalten und ist von Balfour als Längscommissur bezeichnet worden. Nach aussen von den Ganglien finden sich die Ursegmente (*mp*, *mp'*), die zu dieser Zeit noch einen engen Spaltraum in ihrem Innern erkennnen lassen.

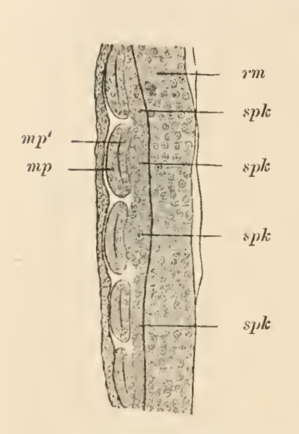


Fig. 230. Frontalschnitt von einem Eidechsenembryo.
rm Rückenmark; *spk* Nervenleiste mit Verdickungen, welche sich zu den Spinalknoten gestalten; *mp'* Theil des Ursegments, der die Muskelplatte liefert; *mp* äussere Schicht des Ursegments.

Von der hier gegebenen Darstellung, in welcher Balfour, Kölliker, Hensen, Sagemehl etc. übereinstimmen, weicht His in einem Punkte ab, insofern er die Nervenleiste nicht aus der Verschlussstelle des Rückenmarks, sondern aus dem an die Medullarplatte angrenzenden Theil des äusseren Keimblatts, den er Zwischenstrang nennt, ableitet. Ein Gewicht scheint mir auf diese Verschiedenheit in beiden Darstellungen nicht zu legen zu sein. Beide lassen sich vereinigen, wenn wir sagen, dass es die Uebergangsstelle der Medullarplatte in das Hornblatt ist, welche das Material für die Spinalknoten liefert. (Marshall.)

Wichtiger sind die Differenzen in der Beschreibung der folgenden Entwicklungsstadien.

Nach His und Sagemehl sollen sich die einzelnen Ganglionanlagen vom Nervenrohr vollständig ablösen und zu seiner Seite ohne jeglichen Zusammenhang mit ihm eine Zeit lang liegen bleiben. Eine Verbindung soll erst secundär wieder durch Entwicklung der hinteren Nervenwurzeln hergestellt werden in der Weise, dass Nervenfibrillen entweder vom Rückenmark in das Ganglion, oder vom Ganglion in das Rückenmark hineinwachsen oder in beiden Richtungen entstehen. Mehr für die erstere Alternative spricht sich Sagemehl, für die letztere His aus. Alle übrigen Forscher lassen die Ganglionanlage, während sie sich ver-

dickt und spindelig wird, mit dem Rückenmark dauernd verbunden sein durch einen dünnen Zellenstrang, der sich zur hinteren Wurzel umbildet. Wenn diese Ansicht richtig ist, dann muss die hintere Nervenwurzel mit der Zeit ihre Befestigung am Rückenmark verändern und von der Nahtstelle weiter zur Seite und nach abwärts rücken.

Ich bemerkte, dass die Verschiedenheit in diesen Angaben von grösserer Bedeutung ist. Denn sie hängt zusammen mit verschiedenen Auffassungen, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven überhaupt bestehen.

b) Die Entwicklung der peripheren Nerven.

Zwei Hauptgegensätze machen sich in der Literatur geltend, wenn man die verschiedenen Ansichten durchgeht, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven aufgestellt worden sind. Die Majorität der Forscher nimmt an, dass das periphere Nervensystem sich aus dem centralen entwickelt, dass die Nerven aus dem Gehirn und Rückenmark hervorwachsen und ununterbrochen bis in die Peripherie wuchern, wo sie erst mit ihren specifischen Endorganen in Verbindung treten. Das Hervorwachsen der Nerven aus dem Rückenmark ist zuerst von Bidder und Kupffer für die vorderen Wurzeln behauptet und für die hinteren vermuthet worden. Ihrer Lehre haben sich in der Folgezeit Kölliker, His, Balfour, Marshall, Sagemehl etc. angeschlossen. Doch gehen ihre Anschauungen in Betreff der Bildungsweise der Nervenfasern auseinander.

Nach Kupffer, His, Kölliker, Sagemehl etc. sind die hervorsprossenden Nervenfasern Ausläufer der im Centralorgan gelegenen Ganglienzellen, die zu colossaler Länge auswachsen müssen, damit sie ihren Endapparat erreichen. Zwischen ihnen finden sich anfangs keine Kerne und keine Zellen vor. Diese sollen erst in zweiter Linie aus dem umgebenden Bindegewebe geliefert werden. Aus dem Mesenchym treten nach der Darstellung von Kölliker zellige Elemente zu den Bündeln von Nervenfäserchen heran, umhüllen sie, dringen dann zuerst spärlich, später immer reichlicher in das Innere der Nervenstämme herein und bilden um die Achsencylinder die Schwann'schen Scheiden.

Auf der anderen Seite vertritt Balfour mit grosser Entschiedenheit die Lehre, dass bei der Entwicklung der Nerven Zellen, die aus dem Rückenmark mit auswandern, betheiligt sind. In seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte bemerkt er hierüber: „Der zellige Bau der embryonalen Nerven ist ein Punkt, in betreff dessen ich geglaubt hätte annehmen zu können, dass eine Meinungsverschiedenheit unmöglich sei, wenn nicht His und Kölliker im Anschluss an Remak und andere ältere Embryologen die Thatsache gänzlich in Abrede stellten. Ich bin durchaus gewiss, dass Niemand, der die Entwicklung der Nerven der Elasmobranchier an gut erhaltenen Exemplaren untersucht, auch nur einen Augenblick hierüber in Zweifel sein kann."

Einen völlig entgegengesetzten Standpunkt, der sowohl von Kupffer, His und Kölliker, als auch von Balfour abweicht, hat Hensen in der Frage nach dem Ursprung des peripheren Nervensystems eingenommen, indem er hauptsächlich mit physiologischen Bedenken der Lehre vom Auswachsen der Nervenfasern entgegengetreten ist. Er vermag sich keine Einrichtung zu denken, welche die aus dem Rücken-

mark hervorsprossenden Nerven an ihr richtiges Ende zu leiten vermöchte, welche es z. B. bewirken sollte, dass stets die vordere Wurzel an Muskeln, die hintere an nicht musculöse Organe gehe, dass keine Verwechslung eintrete zwischen den Nerven der Iris und denen der Augenmuskeln, zwischen den Aesten des Quintus und Acusticus oder Facialis u. s. w. Somit hält HENSEN aus theoretischen Gründen die Annahme für nothwendig, dass „die Nerven niemals ihrem Ende zuwachsen, sondern stets mit demselben verbunden sind." Nach seiner Ansicht, die er durch einige Beobachtungen zu unterstützen versucht, hängen die embryonalen Zellen zum grossen Theil durch feine Verbindungsfäden zusammen. Wenn sich eine Zelle theilt, soll sich auch der Verbindungsfaden spalten, und auf diese Weise ein „unendliches Netzwerk von Fasern" entstehen. Aus diesem sollen sich die Nervenbahnen entwickeln, während ein Rest verkümmert.

Die von HENSEN geäusserten Bedenken verdienen gewiss alle Beachtung. Sie lassen sich bei weiterem Durchdenken des Gegenstandes noch leicht vermehren. Wenn die Nerven einmal zu ihren Endapparaten auswachsen, warum suchen sie nicht direct zu ihrem Ziel zu gelangen, wozu müssen sie oft viele Umwege machen, und wozu gehen sie die complicirten und verschiedenartigen Plexusbildungen ein, woher stammen die Ganglienzellen, die sich auch im peripheren Nervensystem in nicht geringer Zahl in den verschiedensten Organen, besonders auch im Sympathicus entwickelt finden? Um auf dem schwierigen Gebiete vorwärts zu kommen, wird man auch das **periphere Nervensystem** wirbelloser Thiere genauer, als es zur Zeit geschehen ist, berücksichtigen und bei der Untersuchung von Embryonen nicht nur Schnittserien, sondern auch andere histologische Methoden zu Rathe ziehen müssen.

Obwohl ich selbst in den mit meinem Bruder ausgeführten Untersuchungen über das Nervensystem der Medusen und Actinien zu einer Ansicht gelangt bin, welche der von HENSEN ausgesprochenen sehr ähnlich ist, muss ich doch die Frage nach dem zur Zeit vorliegenden Beobachtungsmaterial für noch nicht spruchreif erklären. Ich beschränke mich daher darauf, jetzt noch einige Beobachtungen mitzutheilen, welche man über die Entwicklung des peripheren Nervensystems gewonnen hat. Dieselben betreffen

1) die Entwicklung der vorderen und hinteren Nervenwurzeln.
2) die Entwicklung einiger grösserer peripherer Nervenstämme, wie des Nervus lateralis.
3) die Entwicklung der Kopfnerven und ihre Stellung zu den Spinalnerven.

1) Nachdem bereits die Spinalknoten zwischen Rückenmark und Ursegmenten angelegt sind, werden erst die Nervenwurzeln nachweisbar. Und zwar lassen sich die ventralen motorischen Wurzeln (Fig. 231 *vw*) früher wahrnehmen als die dorsalen und sensiblen. Sie wachsen als kleine Bündelchen feinster Fibrillen aus der unteren Fläche des Rückenmarks hervor, welches jetzt auch an seiner Oberfläche seitlich einen Mantel fibrillärer Nervensubstanz (*nf*) entwickelt hat. Das Bündel nimmt an der unteren Fläche des Spinalknotens (*spk*) seinen Weg, wird bei älteren Embryonen dicker und schliesst Zellen ein, die von KÖLLIKER und SAGEMEHL als eingewanderte bindegewebige Elemente bezeichnet werden. Dann wird auch die dorsale Wurzel kenntlich an einer fibrillären Streifung, welche das obere Ende des Spinalknotens mit der Seite des Rückenmarks verbindet.

2) Von einigen Nerven haben GÖTTE, SEMPER und WIJHE die beachtenswerthe, von einigen Seiten (BALFOUR, SAGEMEHL) in Zweifel

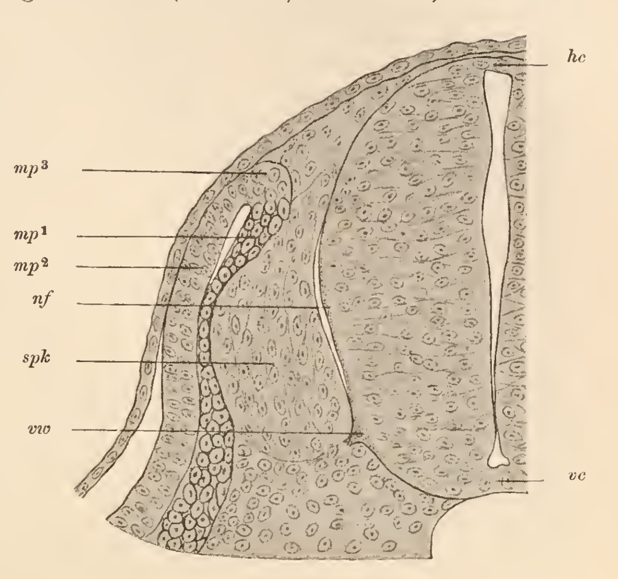


Fig. 231. Querschnitt von einem Eidechsenembryo mit vollkommen geschlossenem Darmcanal. Nach SAGEMEHL.

hc hintere, *vc* vordere Commissur des Rückenmarks; *vw* vordere Nervenwurzel; *nf* Nervenfibrillen; *spk* Spinalknoten; *mp*¹ Muskelplatte, muskelbildende Schicht; *mp*² äussere Schicht der Muskelplatte; *mp*³ Uebergang der äusseren in die muskelbildende Schicht.

gezogene Angabe gemacht, dass an ihrer Bildung das Hornblatt betheiligt ist. Bei Amphibienlarven und Selachierembryonen ist das in Entwicklung begriffene hintere Ende des Nervus lateralis vagi mit dem Hornblatt, das in der Seitenlinie verdickt ist, vollständig verschmolzen. Etwas weiter nach vorn ist der Nerv abgegliedert und liegt dem Hornblatt noch dicht an, während er in der Nähe des Kopfes weiter in die Tiefe gerückt und zwischen die Muskeln gerathen ist. An den Stellen, an denen sich der Nerv vom Hornblatt entfernt hat, bleibt er nur mittelst feiner Nebenzweige mit der Anlage der Seitenorgane in Verbindung. Aehnliche Befunde theilt WIJHE von mehreren Aesten anderer Kopfnerven bei Selachierembryonen mit. Vom Facialis z. B. sieht er einen kurzen Ast nahe dem Ursprung aus dem Gehirn mit einer verdickten, aus Cylinderzellen zusammengesetzten Stelle der Epidermis der Art verschmolzen, dass er nicht sagen kann, ob an der Uebergangsstelle die Zellenkerne zum Nerven oder seinem Endorgan gehören. An einem vorgerückteren Stadium ist der ältere Theil der Nerven von der Anlage des Endorgans abgelöst, in die Tiefe gerückt, durch zwischendringendes Bindegewebe von der Haut getrennt und mit dem Endorgan nur durch feine Nebenzweige verbunden. Das fortwachsende jüngere Ende der Nerven hängt aber noch mit dem Hornblatt zusammen.

Auch bei den höheren Wirbelthieren haben BEARD, FRORIEP, KASTSCHENKO Aehnliches beobachtet. Sie finden nämlich die Ganglienanlagen des Facialis, Glossopharyngeus, und Vagus am dorsalen Rande der ihnen entsprechenden Schlundspalten in breiter Ausdehnung längere Zeit mit dem Epithel verschmolzen, das verdickt ist und sich als ein Grübchen in die Tiefe gesenkt hat. In den Verbindungen erblicken sie die Anlagen branchialer Sinnesorgane, welche nicht mehr zur völligen Entwicklung gelangen.

Auf die hier mitgetheilten Angaben über einen in früher Entwicklung bestehenden Zusammenhang gewisser Nervenstämme mit dem äusseren Hornblatt lege ich einiges Gewicht, da sie mir einen Fingerzeig zu geben scheinen zu Gunsten der von meinem Bruder und mir geäusserten Hypothese, dass die sensiblen Nerven der Wirbelthiere ursprünglich entstanden sein möchten aus einem subepithelialen Nervenplexus, wie solcher in der Epidermis vieler wirbelloser Thiere besteht. Hält doch auch Froriep bei den von ihm gemachten Befunden die Deutung für zulässig, dass an den Stellen, wo die Verschmelzung vorliegt, Bildungsmaterial aus der Epidermis in die Tiefe trete, um sich an der Bildung der Nervenbahnen zu betheiligen.

3) Die Untersuchungen der letzten Jahre, welche besonders von Balfour, Marshall, Kölliker, Wijhe, Froriep, Rabl, Kastchenko ausgeführt worden sind, haben über die Entwicklung der Kopfnerven, über ihr Verhalten zu den Kopfsegmenten und ihre Stellung zu den Spinalnerven bedeutsame Resultate gefördert. Auch am Gehirn entstehen, wie am Rückenmark, theils dorsale, theils ventrale Wurzeln. Schon zur Zeit, wo die Hirnplatte noch nicht ganz zum Rohr geschlossen ist, (Fig. 232), bildet sich jederseits an der Umschlagsstelle in das Hornblatt eine Nervenleiste (*vg*), welche ziemlich weit vorn beginnt und sich auf Schnittserien continuirlich nach rückwärts verfolgen lässt, wo sie sich in die Nervenleiste des Rückenmarks fortsetzt. Wenn etwas später der Verschluss und die Ablösung der Hirnblasen vom Hornblatt erfolgt

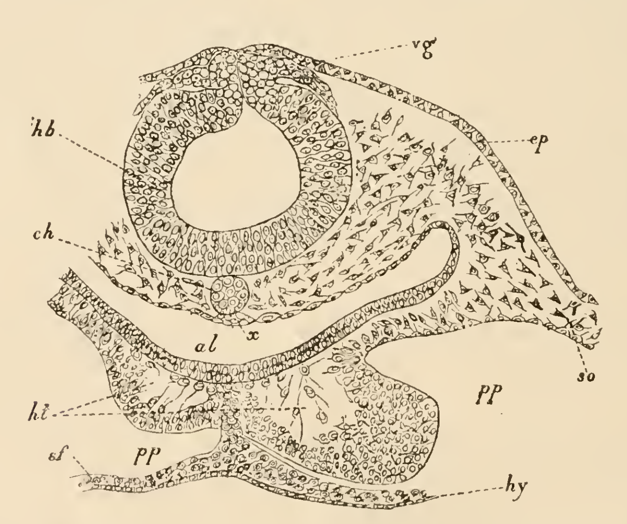


Fig. 232. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryos von dreissig Stunden. Nach Balfour.

hb Hinterhirn; *vg* Vagus; *ep* Epiblast; *ch* Chorda; *x* Hypoblastverdickung (möglicherweise ein Rudiment des subchordalen Stranges): *al* Schlund; *ht* Herz; *pp* Leibeshöhle; *so* somatisches Mesoblast (Darmseitenplatte); *hy* Hypoblast.

ist, liegt die Leiste dem Dach derselben auf und ist in der Medianebene mit ihm verschmolzen. Aus dieser Anlage sondern sich nun die meisten Hirnnerven in ähnlicher Weise wie die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven, nämlich der Trigeminus mit dem Ganglion Gasseri, der Acusti-

cus und Facialis mit dem Ganglion akusticum und wahrscheinlich auch dem Ganglion geniculi, der Glossopharyngeus und Vagus mit dem dazu gehörigen Ganglion jugulare und nodosum. Die dorsal entspringenden Nerven rücken später mit ihren Ursprüngen an der Seitenwand der Hirnblasen weiter nach der Basis herab.

Alle übrigen nicht namhaft gemachten Hirnnerven, also Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Hypoglossus, Accessorius, entwickeln sich ausser Zusammenhang mit der Nervenleiste, als einzelne Auswüchse der Hirnblasen, näher ihrer Basis, vergleichbar den vorderen Wurzeln des Rückenmarks.

Vom Hypoglossus der Säugethiere findet Froriep, dass er ausser den ventralen auch noch dorsale Ursprungswurzeln mit kleinen Ganglienanlagen besitzt. Dieselben bilden sich später zurück. Froriep wird durch diesen Befund zu einer abweichenden Auffassung der Hirnnerven geführt.

Die Uebereinstimmung, die sich in dieser Entwicklungsweise zwischen Hirn- und Spinalnerven ausspricht, wird noch eine grössere und gewinnt noch eine weitere Bedeutung dadurch, dass sich die Nerven auch am Kopf auf einzelne Segmente in ähnlicher Weise wie am Rumpf vertheilen lassen. Am durchsichtigsten liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse bei den Selachiern, deren Kopfsegmente ja auch am besten erforscht sind, so dass ich mich auf eine Mittheilung der hier von Wijhe erhaltenen Resultate beschränke.

Nach Wijhe sind am Kopfe der Selachier neun Segmente zu unterscheiden. Zum ersten gehört der Ramus ophthalmicus des Trigeminus und als motorische Wurzel der Oculomotorius. Das zweite Segment versorgt der übrige Theil des Trigeminus mit dem ventral entstehenden Trochlearis. Die dorsalen Wurzeln des dritten (und vierten?) Segmentes repräsentirt der Acustico-facialis, die ventralen der Abducens. Das fünfte Segment besitzt nur den rein sensiblen, aus der Nervenleiste entspringenden Glossopharyngeus. Das sechste bis neunte Segment werden vom Vagus und Hypoglossus innervirt, von denen der erstere einer Reihe dorsaler, der letztere einer Reihe ventraler Wurzeln entspricht.

Nach dieser Darstellung Wijhe's besteht trotz der sehr grossen Uebereinstimmung doch auch ein erheblicher Unterschied in der Innervirung zwischen Kopf- und Rumpfsegmenten. Am Kopf nämlich versorgen die ventralen motorischen Wurzeln (Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Hypoglossus) nur einen Theil der Musculatur, nur die Augenmuskeln und einige Muskeln, die vom Schädel zum Schultergürtel ziehen, also Muskeln, die sich, wie früher gezeigt wurde, aus den Kopfsegmenten anlegen. Andere Muskelgruppen, die von den Kopfseitenplatten abstammen, werden von dem dorsal entstehenden Trigeminus und Facialis innervirt. Danach würden sich die dorsalen Nervenwurzeln des Kopfes von denen des Rumpfes in dem wichtigen Punkte unterscheiden, dass sie sowohl sensible, als auch motorische Fasern enthalten. Das Bell'sche Gesetz würde somit für den Kopfabschnitt der Wirbelthiere nur eine sehr eingeschränkte Geltung besitzen, und würde das folgende, von Wijhe formulirte Gesetz an seine Stelle zu treten haben:

„Am Kopfe sind die dorsalen Nervenwurzeln nicht nur sensitiv, sondern innerviren auch die aus den Seitenplatten, nicht aber die aus den Ursegmenten (Somiten) stammenden Muskeln."

„Die ventralen Wurzeln sind motorisch, innerviren aber nur die Muskeln der Ursegmente (Somite), nicht diejenigen der Seitenplatten."

Angesichts dieser fundamentalen Verschiedenheit möchte ich doch einen Zweifel laut werden lassen, ob nicht im Facialis und Trigeminus noch Theile eingeschlossen sind, die sich als ventrale Wurzeln anlegen, aber bis jetzt noch übersehen worden sind, wie anfangs überhaupt alle

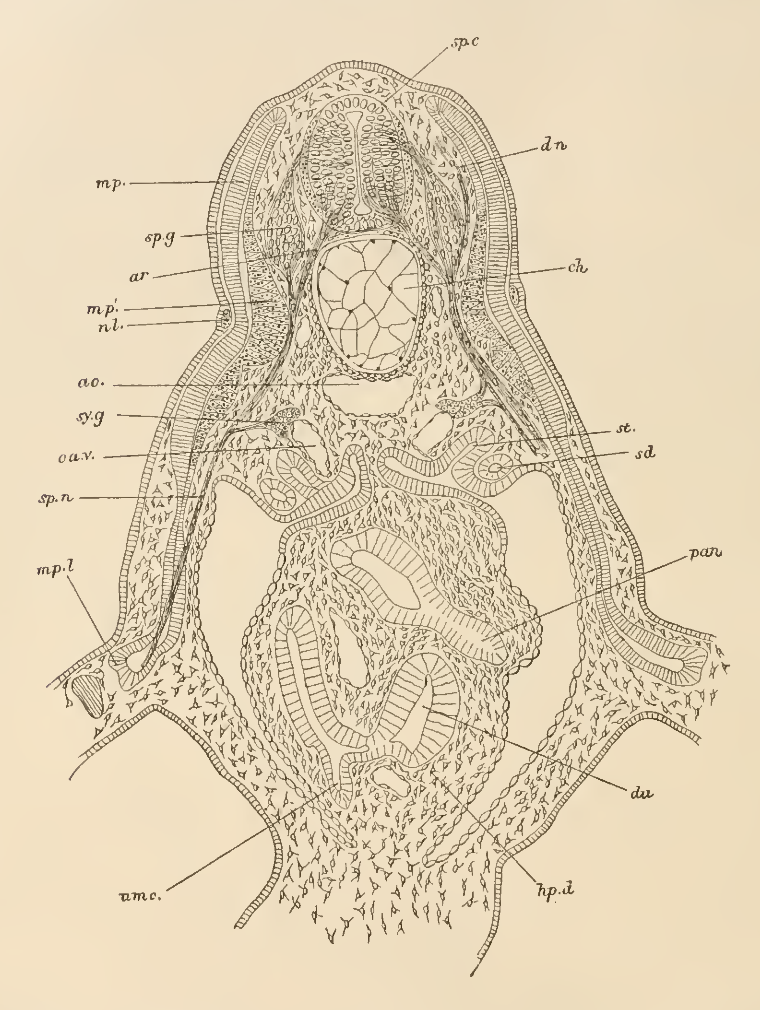


Fig. 233. Querschnitt durch den Vorderrumpf eines Scyllinmembryo. Nach BALFOUR. Zwischen der dorsalen Rumpfwand und der Bauchwand, an welcher der Ansatz vom Stiel des Dottersacks getroffen ist, spannt sich ein breites zellenreiches Mesenterium aus und trennt die Leibeshöhle vollständig in eine linke und eine rechte Hälfte. Im Mesenterium ist zweimal das Duodenum (*du*) getroffen, welches nach oben die Anlage des Pancreas (*pan*), nach unten die Anlage der Leber *hpd* abgiebt. Ferner sieht man die Abgangsstelle des Dottergangs (*umc*) vom Duodenum. *spc* Rückenmark. *spg* Ganglien der hinteren Wurzel. *ar* vordere Wurzel. *dn* dorsalwärts verlaufender, von der hinteren Wurzel entspringender Ast *mp* Muskelplatte. mp^1 der bereits in Muskeln umgewandelte Theil derselben. *mpl* ein Theil der Muskelplatte, aus dem die Muskeln der Extremitäten hervorgehen. *nl* Nervus lateralis. *ao* Aorta. *ch* Chorda. *syg* Sympathicusganglion. *cav* Cardinalvene. *spn* Spinalnerv. *sd* Segmentalgang (Urnierengang). *sc* Segmentalrohr (Urnierencanälchen).

ventralen Wurzeln am Gehirn (siehe BALFOUR) unbeachtet geblieben sind. Mir scheint die Frage noch keineswegs entschieden zu sein.

c) Die Entwicklung des Sympathicus.

Die Entwicklung des sympathischen Nervensystems ist noch von wenigen Seiten untersucht worden. BALFOUR gab zuerst an, dass es im Zusammenhang mit den Hirn- und Rückenmarksnerven seinen Ursprung nimmt und daher, wie diese, in letzter Instanz vom äusseren Keimblatt abzuleiten ist. Bei Selachiern fand er die sympathischen Ganglien (Fig. 233 *sy.g*) als kleine Anschwellungen an den Hauptstämmen der Spinalnerven (*sp.n*) etwas unterhalb ihrer Ganglien (*sp.g*). An älteren Embryonen entfernen sie sich nach BALFOUR's Angaben weiter von den Spinalknoten und treten dann nachträglich unter einander durch Entwicklung von Längscommissuren zu einem Grenzstrang zusammen.

Am eingehendsten hat sich ONODI in einer auf mehrere Wirbelthierclassen sich erstreckenden Untersuchung mit der Entstehung des Sympathicus beschäftigt. Nach ihm stammen, wie es auch BALFOUR vermuthet hat, die sympathischen Ganglien direct von den spinalen ab. Wie bei den Fischen am besten zu verfolgen ist, wuchern die Spinalganglien an ihrem ventralen Ende. Die gewucherte Partie löst sich ab und rückt als Anlage eines sympathischen Ganglions mehr ventralwärts. Die Anlagen der einzelnen Segmente sind anfangs von einander isolirt. Der Grenzstrang ist ein secundäres Product, dadurch entstanden, dass die einzelnen Ganglien einander entgegenwachsen und sich verbinden. Von ihm leiten sich dann ferner die sympathischen Ganglien und Geflechte der Leibeshöhle ab.

Zusammenfassung.

Centralnervensystem.

1) Das Centralnervensystem entwickelt sich aus dem als Medullarplatte bezeichneten, verdickten Bezirk des äusseren Keimblattes.

2) Die Medullarplatte faltet sich zum Medullarrohr zusammen (Medullarwülste, Medullarrinne).

3) Die Bildung des Nervenrohrs zeigt im Besonderen drei Modificationen: a) Amphioxus, b) Petromyzonten, Teleostier, c) die übrigen Wirbelthiere.

4) Am Medullarrohr verdicken sich die Seitenwände, während ventrale und dorsale Wand dünn bleiben, in die Tiefe der vorderen und hinteren Längsspalten rücken und zu den Commissuren der Rückenmarkshälften werden.

5) Ursprünglich füllt das Rückenmark den ganzen Wirbelcanal aus, wächst aber langsamer als dieser und endet später am zweiten Lendenwirbel (Erklärung des schrägen Verlaufs der Lenden- und Sacralnerven).

6) Der Theil des Nervenrohrs, welcher zum Gehirn wird, gliedert sich in die drei primären Hirnblasen (primäres Vorderhirnbläschen, Mittelhirnbläschen, Hinterhirnbläschen).

7) Am primären Vorderhirnbläschen stülpen sich die Seitenwandungen zu den Augenblasen, die vordere Wand zum Grosshirnbläschen aus.

8) Das Hinterhirnbläschen zerfällt durch Einschnürung in das Kleinhirn- und Nachhirnbläschen.

9) Somit werden aus den drei primären schliesslich fünf secundäre, in einer Reihe hinter einander gelegene Hirnbläschen [a) Grosshirnbläschen, b) Zwischenhirnbläschen mit den seitlich ansitzenden Augenblasen, c) Mittelhirnbläschen, d) Kleinhirnbläschen, e) Nachhirnbläschen].

10) Eine die Hirnbläschen unter einander verbindende, ursprünglich gerade Axe erfährt später an einzelnen Stellen starke Krümmungen, in deren Folge die Bläschen sich gegen einander verstellen (Kopfbeuge, Brückenbeuge, Nackenbeuge). Dieselben sind die Ursache vom Kopf- oder Scheitelhöcker und vom Nackenhöcker.

11) Von den fünf Hirnbläschen sind die einzelnen Hirntheile ableitbar, worüber die nebenstehende Tabelle (Mihalkovics, Schwalbe) eine Uebersicht gibt.

12) Bei der Umwandlung der Bläschen finden folgende Processe statt: a) einzelne Stellen der Wandungen verdicken sich in mehr oder minder hohem Grade, während andere Stellen eine Verdünnung erfahren und keine Nervensubstanz entwickeln (Deckplatte des dritten und vierten Ventrikels); b) die Bläschenwandungen falten sich ein; c) einzelne Bläschen (erstes und viertes) überflügeln in hohem Grade in ihrem Wachsthum die übrigen (Zwischen-, Mittel-, Nachhirn).

13) Von den Hohlräumen der Bläschen leiten sich die vier Hirnkammern und die Sylvi'sche Wasserleitung her.

14) Von den fünf Bläschen ist das Mittelhirnbläschen, welches die Vierhügel liefert, das conservativste und erfährt die geringfügigsten Umwandlungen.

15) Zwischen- und Nachhirnbläschen zeigen eine ähnliche Veränderung, indem ihre obere Wand oder die Deckplatte sich zu einer einfachen Lage von Epithelzellen verdünnt und in Verbindung mit der wuchernden, weichen Hirnhaut die Adergeflechte erzeugt (vorderes, seitliches, hinteres Adergeflecht; vorderer und hinterer Hirnschlitz).

16) Das Grosshirnbläschen zerfällt unter Entwicklung der Mantelspalte und der grossen Hirnsichel in zwei seitliche Hälften, die beiden Hemisphärenbläschen.

17) Die Hemisphärenbläschen übertreffen schliesslich beim Menschen an Masse alle übrigen Hirntheile und wachsen von oben und von der Seite als Hirnmantel über das zweite bis fünfte Hirnbläschen oder den Hirnstamm herüber.

18) Bei der Faltenbildung der Hemisphären unterscheidet man Fissuren und Sulci.

19) Die Fissuren (Fossa Sylvii, Fissura hippocampi, Fissura choroidea, Fissura calcarina, Fissura occipitalis) sind totale Einfaltungen der Hirnwand, durch welche an der Oberfläche tiefe Einschnitte und nach den Seitenventrikeln zu entsprechende Vorsprünge bedingt werden (Corpus striatum, Ammonswulst [Cornu ammonis], Adergeflechtsfalte, Calcar avis).

20) Die Sulci sind Einschnitte, welche auf die Hirnrinde beschränkt und nach der Zeit ihres Wachsthums tiefer oder seichter sind (primäre, secundäre, tertiäre Sulci).

21) Die Fissuren treten im Allgemeinen früher als die Sulci auf.

Bezeichnung der Hirnbläschen.		Boden.	Decke.	Seitentheile.	Hohlraum.	
I. Primäres Hinterhirnbläschen.	1) Nachhirnbläschen.	Medulla oblongata.	Membrana tectoria ventriculi quarti (obex, ligula).	Pedunculi cerebelli.	Ventriculus quartus.	A. Hirnstamm.
	2) Kleinhirnbläschen (secundäres Hinterhirn).	Pons Varolii.	Velum medullare posterius. Cerebellum. Velum medullare anterius.	Crura cerebelli ad pontem. Processus cerebelli ad cerebrum.		
II. (3). Mittelhirnbläschen.		Pedunculi cerebri. Lamina perforata posterior.	Corpora quadrigemina.	Laqueus. Brachia conjunctiva. Corpus geniculatum mediale.	Aquaeductus Sylvii.	
III. Primäres Vorderhirnbläschen.	4) Zwischenhirnbläschen	Corpora candicantia. Tuber cinereum cum infundibulo. Chiasma nervorum opticorum.	Commissura posterior. Glandula pinealis. Membrana tectoria ventriculi tertii (taenia thalami).	Thalamus opticus.	Ventriculus tertius.	
	5) Grosshirnbläschen (secundäres Vorderhirn)	Lamina perforata anterior. Lobus olfactorius. Insula (mit Nucleus caudatus und lentiformis).	Mantelheil der Grosshirn-Hemisphären. Corpus callosum; Commissura anterior. Fornix; Septum pellucidum.		Ventriculi laterales.	B. Hirnmantel.

22) Der Riechnerv ist nicht einem peripheren Nervenstamm gleichwerthig, sondern, wie die Augenblasen und der Sehnerv, ein besonderer, durch Ausstülpung aus dem Stirnlappen der Grosshirnhemisphären entstandener Hirntheil (Riechlappen, Lobus oder Bulbus olfactorius mit Tractus olfactorius). (Mächtige Entwicklung des Riechlappens bei niederen Wirbelthieren [Haien], Verkümmerung beim Menschen.)

Peripheres Nervensystem.

23) Die Spinalknoten entwickeln sich aus einer Nervenleiste, welche aus der Verschlussstelle des Nervenrohrs zwischen ihm und dem Hornblatt auf der linken und rechten Seite nach abwärts wächst und sich in der Mitte jedes Ursegments zu einem Ganglion verdickt.

24) Die Spinalknoten stammen daher, wie das Nervenrohr selbst, vom äusseren Keimblatt ab.

25) Die sympathischen Ganglien des Grenzstrangs sind wahrscheinlich abgeschnürte Theile der Spinalknoten.

26) Ueber die Entwicklung der peripheren Nervenfasern bestehen verschiedene Hypothesen:

Erste Hypothese. Die peripheren Nervenfasern wachsen aus dem Centralnervensystem hervor und verbinden sich erst secundär mit ihrem peripheren Endapparat.

Zweite Hypothese. Die Anlagen des peripheren Endapparats (Muskeln, Sinnesorgane) und das centrale Nervensystem hängen von frühen Stadien der Entwicklung an durch Verbindungsfäden zusammen, welche zu Nervenfasern werden (Hensen).

27) Vordere und hintere Nervenwurzeln entwickeln sich von Anfang an getrennt von einander, die einen ventral, die anderen dorsal am Rückenmark.

28) Die Hirnnerven entstehen zum Theil wie hintere, zum Theil wie vordere Wurzeln der Rückenmarksnerven.

29) Aus einer an der Verschlussstelle der Hirnblasen hervorwachsenden Nervenleiste entwickeln sich folgende Hirnnerven mit ihren Ganglien, welche Spinalknoten vergleichbar sind: der Trigeminus mit dem Ganglion Gasseri, der Acusticus und Facialis mit dem Ganglion acusticum und G. geniculi, der Glossopharyngeus und Vagus mit dem Ganglion jugulare und nodosum.

30) Wie ventrale Rückenmarkswurzeln entwickeln sich der Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Hypoglossus und Accessorius.

31) Der Riech- und Sehnerv sind umgewandelte Hirntheile.

II. Die Entwicklung der Sinnesorgane. Auge, Gehör- und Geruchsorgan.

Wie für das Centralnervensystem, so bildet das äussere Keimblatt den Mutterboden für die höheren Sinnesorgane: für das Auge, für das Gehör- und Geruchsorgan. Denn es liefert das Sinnesepithel, einen Bestandtheil, der im Vergleich zu den übrigen vom Mesenchym gelieferten Theilen an Volumen zwar sehr zurücktritt, dafür aber sowohl in functioneller als in morphologischer Hinsicht weitaus der wichtigste ist.

Ob ein Sinnesorgan zum Sehen, Hören, Riechen oder Schmecken geeignet ist, hängt in erster Linie vom Character des Sinnesepithels, das heisst, davon ab, ob es aus Seh-, Hör-, Riech- oder Geschmackszellen zusammengesetzt ist. Aber auch in morphologischer Hinsicht steht der epitheliale Theil im Vordergrund, indem er vorzugsweise die Grundform der Sinnesorgane bestimmt und den festen Mittelpunkt abgiebt, um welchen sich die übrigen, mehr accessorischen Bestandtheile herum anordnen. Am deutlichsten lässt sich der genetische Zusammenhang mit dem äusseren Keimblatt bei manchen Wirbellosen erkennen, insofern hier noch dauernd die Sinnesorgane in der Epidermis gelegen sind, während sie sich bei den Wirbelthieren bekanntlich zum Schutze in tiefere Gewebsschichten einbetten. Ich beginne mit dem Auge und wende mich dann zum Gehör- und Geruchsorgan.

A) Die Entwicklung des Auges.

Wie bereits bei der Beschreibung des Gehirns hervorgehoben wurde, stülpt sich die Seitenwand des primären Vorderhirns (Fig. 206) nach aussen hervor und liefert die primären Augenblasen (*au*), welche sich mehr und mehr abschnüren und nur noch durch einen engen Stiel mit dem Zwischenhirn in Verbindung bleiben. (Fig. 234 *A*, *st.*) Sie

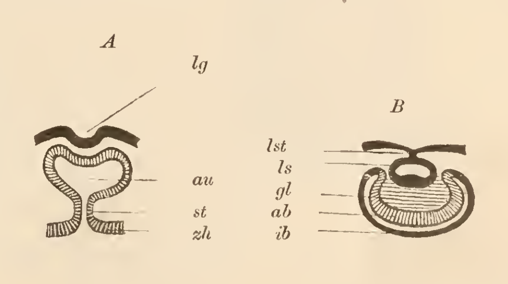


Fig. 234. 2 Schemata zur Entwicklung des Auges.
A Die primäre Augenblase *au*, durch einen hohlen Stiel *st* mit dem Zwischenhirn *zh* verbunden, wird eingestülpt mit der Entwicklung der Linsengrube *lg*.
B Die Linsengrube hat sich zum Linsensäckchen (*ls*) abgeschnürt. Aus der Augenblase ist der Augenbecher mit doppelten Wandungen, einer inneren *ib* und einer äusseren *ab* entstanden; *lst* Linsenstiel; *gl* Glaskörper.

besitzen im Innern eine geräumige Höhlung, die durch den engen Canal des Augenblasenstiels mit dem Ventrikelsystem des Gehirns in Zusammenhang steht. Bei manchen Wirbelthieren, bei welchen das Centralnervensystem als solide Bildung angelegt wird, wie bei den Cyclostomen und Knochenfischen, sind auch die Augenblasen ohne Hohlraum; derselbe tritt erst später zu Tage, wenn sich das Centralnervensystem zu einem Rohre aushöhlt.

Da das Gehirn längere Zeit nur durch eine ausserordentlich dünne Bindegewebsschicht von dem Hornblatt getrennt ist, so legen sich an letzteres auch die primären Augenblasen bei ihrer Hervorstülpung entweder unmittelbar an, wie beim Hühnchen, oder werden, wie bei den Säugethieren, von ihm nur durch eine sehr dünne Zwischenschicht getrennt.

An jeder Augenanlage können wir eine laterale, eine mediale, eine obere und eine untere Fläche unterscheiden. Als laterale bezeichne ich die Fläche, welche an der Körperoberfläche das Hornblatt berührt, als mediale die entgegengesetzte und mit dem Augenstiel verbundene, als untere endlich die Fläche, welche in einer Flucht mit der Basis des Zwischenhirnes liegt. Es wird diese Bezeichnung zweckmässig sein, um uns über die Wandlungen zu orientiren, welche die Augenblase in ihrer

Form dadurch erfährt, dass sie an zwei Stellen, nämlich an ihrer lateralen und an ihrer unteren Fläche eingestülpt wird. Die eine Einstülpung hängt mit der Entwicklung der Linse, die andere mit der Entwicklung des Glaskörpers zusammen.

Die erste Anlage der Linse erfolgt beim Hühnchen schon am 2. Tage der Bebrütung, beim Kaninchen etwa zehn Tage nach der Befruchtung des Eies. An der Stelle, wo das Hornblatt über die Oberfläche der primären Augenblase hinzieht, verdickt es sich ein wenig und stülpt sich daselbst zu einer kleinen Grube (Linsengrube) ein. (Fig. 234 *A, lg.*) Indem diese sich vertieft und ihre Ränder sich entgegenwachsen, bis sie sich berühren, wandelt sie sich in das Linsensäckchen (Fig. 234 *B*, *ls*) um, welches noch eine Zeit lang durch einen soliden Epithelstrang (*lst*) mit seinem Mutterboden, dem Hornblatt, den Zusammenhang bewahrt. Bei seiner Abschnürung treibt natürlich das Säckchen die ihm dicht anliegende laterale Wand der Augenblase vor sich her und stülpt sie gegen die mediale Wand zu ein.

Gleichzeitig mit der Linsenentwicklung wird die primäre Augenblase auch von unten her eingestülpt, längs einer Linie, die vom Hornblatt bis zum Ansatz des Augenstieles reicht und sich auf diesen selbst eine Strecke weit noch fortsetzt (Fig. 235 *au.s*). Es wuchert hier vom einhüllenden embryonalen Bindegewebe eine Blutgefässschlinge, in weiche, gallertige Substanz (*gl*) eingebettet, gegen die untere Fläche der primären Augenblase und des Sehstieles vor und drängt sie nach oben vor sich her.

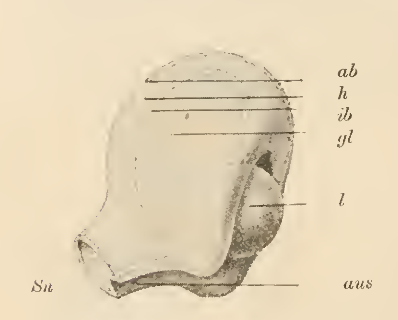


Fig. 235. Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper. *ab* äussere Wand des Bechers; *ib* innere Wand desselben; *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet; *Sn* Anlage des Sehnerven. (Augenstiel mit Rinnenbildung an seiner unteren Fläche.) *aus* Augenspalte; *gl* Glaskörper; *l* Linse.

In Folge beider Einstülpungen gewinnt die Augenblase die Form eines Bechers oder einer Schale, zu welcher der Sehstiel (*Sn*) gleichsam den Fuss abgiebt. Der Augenbecher, wie wir von jetzt ab die Bildung bezeichnen können, zeigt aber 2 Eigenthümlichkeiten. Einmal besitzt er an seiner unteren Wand gleichsam einen Defect (Fig. 235 *au.s*); denn längs derselben verläuft vom Rande der weiten, die Linse (*l*) umfassenden Oeffnung bis zum Ansatz des Sehstieles (*Sn*) eine Spalte (*au.s*), welche durch die Entwicklung des Glaskörpers (*gl*) bedingt ist und den Namen der fötalen Augenspalte führt. Dieselbe ist anfänglich ziemlich weit, verengert sich dann aber immer mehr, indem die Spaltenränder zusammenrücken, und schliesst sich endlich vollständig. Zweitens ist der Augenbecher, ähnlich wie der als Spielzeug gebräuchliche Vexirbecher, mit doppelten Wandungen versehen, die längs der vorderen Oeffnung und der unteren Spalte in einander übergehen. Sie sollen im Folgenden als inneres (Fig. 234 *B* u. 235 *ib*) und äusseres Blatt (*ab*) unterschieden werden; ersteres ist der eingestülpte, letzteres der nicht eingestülpte Theil der primären Augenblase.

Beim Beginn der Einstülpung sind beide Blätter noch durch einen

weiten Zwischenraum (*h*) getrennt, der durch den Sehstiel (*Sn*) in den dritten Ventrikel führt, in der Folgezeit aber in demselben Maasse enger wird, als sich im Innern der Glaskörper vergrössert. Schliesslich kommen äusseres und inneres Blatt dicht auf einander zu liegen. (Fig. 236 *pi* u. *r*.) Den Inhalt des Bechers bilden die Anlagen der Linse (*le* u. *lf*) und des Glaskörpers (*g*). Letztere füllt den Grund des Bechers, erstere seine Oeffnung aus.

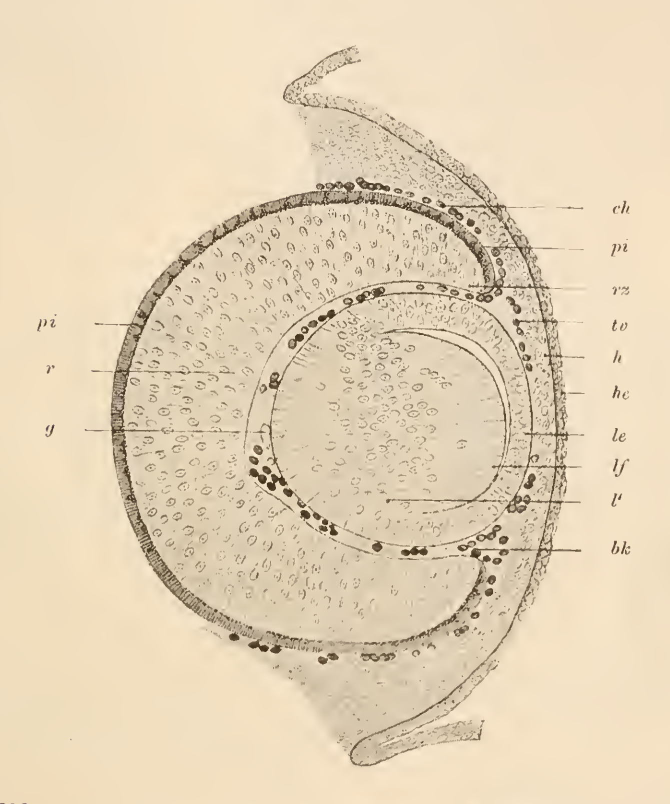


Fig. 236 Durchschnitt durch die Augenanlage eines Mäuseembryos. Nach Kessler. *pi* Pigmentepithel des Auges (äussere Lamelle des secundären Augenbechers); *r* Retina (innere Lamelle des secundären Augenbechers); *rz* Randzone des Augenbechers, die die pars ciliaris et iridis retinae bildet; *g* Glaskörper mit Gefässen; *tv* Tunica vasculosa lentis; *bk* Blutkörperchen; *ch* Aderhaut des Auges (Choroidea); *lf* Linsenfasern; *le* Linsenepithel; *l'* Zone der Linsenfaserkerne; *h* Hornhautanlage; *he* äusseres Hornhautepithel.

Bei dem Einstülpungsprocess hat auch der Augenstiel seine Form mit verändert. Ursprünglich ist derselbe ein enges Rohr mit epithelialer Wandung, geht dann aber in einen mit doppelter Epithelwand versehenen Halbcanal über, indem seine untere Fläche durch die Bindegewebswucherung, welche nach vorn den Glaskörper liefert, auch mit eingestülpt wird. Später legen sich die Ränder des Halbcanals zusammen und verwachsen unter einander. Hierdurch wird der Bindegewebsstrang mit der in ihm verlaufenden Arteria centralis retinae in das Innere des Sehstiels, der nun eine ganz compacte Bildung darstellt, aufgenommen.

An der Entwicklung des ganzen Auges nimmt endlich auch das Gewebe des Zwischenblattes, abgesehen davon, dass es den Glaskörper liefert, noch weiteren regen Antheil, indem seine an den Augenbecher angrenzende Schicht sich zur Blutgefässhaut (Fig. 236 *ch*) und zur Faserhaut des Auges differenzirt.

Nachdem ich so in kurzen Zügen die Herkunft der wichtigsten Bestandtheile des Auges geschildert habe, wird es im Folgenden meine Aufgabe sein, die Entwicklung jedes einzelnen Theiles im Besonderen genauer zu verfolgen; ich werde mit Linse und Glaskörper beginnen, dann zum Augenbecher übergehen und hier zugleich die Entstehung der Blutgefässhaut und der Faserhaut des Auges sowie des Sehnerven anschliessen; in einem letzten Abschnitt werde ich die Entwicklungsgeschichte der zum Augenbecher hinzutretenden accessorischen Organe: der Augenlider, der Thränendrüse und der Thränenausführgänge folgen lassen.

a) Die Entwicklung der Linse.

Wenn sich das Linsensäckchen vom Hornblatt vollständig abgeschnürt hat (Fig. 234 *B ls*), besitzt es eine dicke Wandung, die von 2 bis 3 Lagen von Epithelzellen zusammengesetzt wird, und schliesst einen Hohlraum ein, der bei den Vögeln von Flüssigkeit, bei den Säugethieren von einem Haufen kleiner Zellen theilweise ausgefüllt wird. Der Zellenhaufen rührt hier von einer Wucherung der oberflächlichsten, abgeplatteten Schicht des Hornblattes her; er ist für die weitere Entwicklung ohne Bedeutung, eine vergängliche Masse, die bald zerfällt und aufgesaugt wird, wenn sich die Linsenfasern entwickeln. (Arnold, Mihalkovics, Gottschau, Koranyi.)

Nach aussen wird die Epithelblase durch eine dünne Membran, welche sich später zur Linsenkapsel (Capsula lentis) verdickt, schärfer abgegrenzt. Ueber die Entwicklung der letzteren stehen sich 2 verschiedene Ansichten gegenüber. Nach der einen ist die Linsenkapsel eine Cuticularbildung, das heisst eine Bildung, die von den Linsenzellen an ihrer Basis abgeschieden worden ist; nach der anderen Ansicht ist sie das Product einer das Linsensäckchen einhüllenden bindegewebigen Schicht, auf welche im Folgenden noch näher eingegangen werden wird.

Auf späteren Stadien treten in der Ausbildung der vorderen und der hinteren Wand des Linsensäckchens erhebliche Differenzen auf (Fig. 236). Im Bereich der vorderen Wand flacht sich das Epithel (*le*) mehr und mehr ab, aus den Cylinderzellen gehen cubische Elemente hervor, die sich zeitlebens in einfacher Schicht erhalten und in der Linse des Erwachsenen das sogenannte Linsenepithel bilden (Figur 237 *le*). An der hinteren Wand dagegen nehmen die Zellen an Länge sehr bedeutend zu (Fig. 236 *lf*) und wachsen zu langen Fasern aus, die einen hügelartigen Vorsprung in die Höhle des Säckchens bilden. Die Fasern stehen senkrecht auf der hinteren Wand, sind in der Mitte derselben am längsten, werden nach dem Linsen-Aequator (Fig. 236 und 237 *l'*) zu kürzer und schliesslich zu gewöhnlichen Cylinderzellen und diese wieder gehen, indem sie noch niedriger werden, in die cubischen Zellen des Linsenepithels über (*le*). Auf diese Weise schiebt sich zwischen den aus Fasern gebildeten Theil und das Linsenepithel eine am Aequator gelegene Uebergangszone ein.

Die nächsten Veränderungen bestehen darin, dass die Fasern an Länge zunehmen, bis sie mit ihrem vorderen Ende das Epithel getroffen

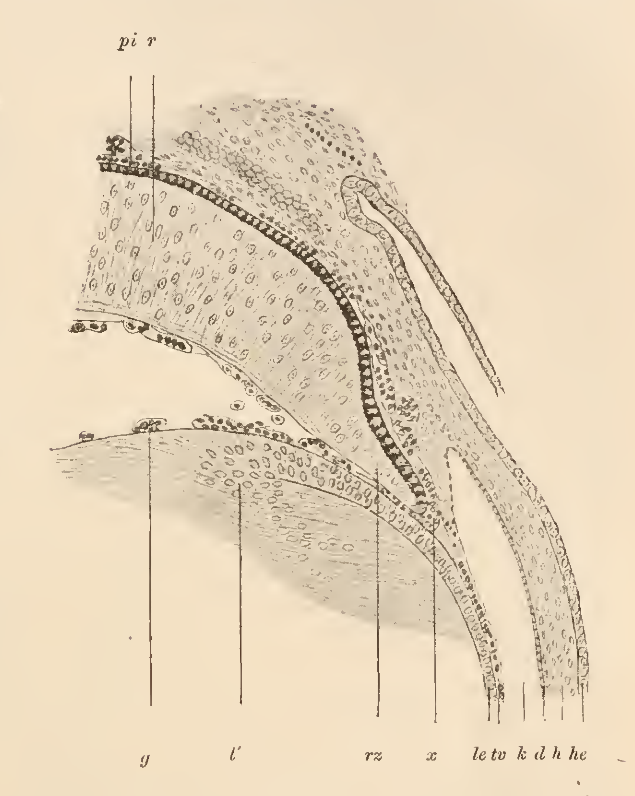


Fig. 237. Theil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuseembryos. Etwas älteres Stadium als das in Figur 236 abgebildete. Nach KESSLER.

Man sieht einen Theil der Linse, den Rand des Augenbechers, die Hornhaut und Augenkammer. *pi* Pigmentepithel des Auges; *r* Retina; *rz* Randzone des Augenbechers; *g* Gefässe des Glaskörpers in der Gefässkapsel der Linse; *tv* Tunica vasculosa lentis; *x* Zusammenhang der Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa lentis; *l'* Uebergang des Linsenepithels in die Linsenfasern; *le* Linsenepithel; *k* Augenkammer; *d* DESCEMET'sche Membran; *h* Hornhaut; *he* Hornhautepithel.

haben (Fig. 237). Somit ist jetzt das Säckchen zu einem soliden Gebilde geworden, welches als Linsenkern die Grundlage für die Linse des Erwachsenen abgibt.

Das weitere Linsenwachsthum ist ein appositionelles. Um den zuerst entstandenen Kern lagern sich neue Linsenfasern herum, die zur Oberfläche des Organs parallel angeordnet und zu Blättern verbunden sind. Diese liegen in Schichten übereinander und lassen sich an macerirten Linsen wie die Schalen einer Zwiebel ablösen. Alle Fasern (Fig. 238 *lf' lf''*) reichen von der hinteren bis zu der vorderen Fläche und treffen an denselben mit ihren vor-

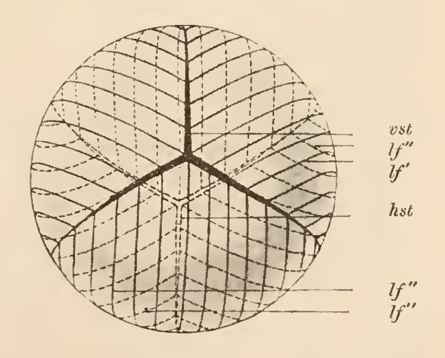


Fig. 238. Schema zur Anordnung der Linsenfasern.

Man sieht die entgegengesetzte Lage des vorderen (*vst*) und des hinteren Linsensternes (*hst*); *lf'* Verlauf der Linsenfasern an der vorderen Linsenfläche und Ende am vorderen Linsenstern; *lf''* Fortsetzung derselben Fasern zum hinteren Linsenstern an der hinteren Fläche.

deren und hinteren Enden in regelmässigen Linien zusammen, welche beim Embryo und beim Neugeborenen 2 dreistrahlige Figuren, die sogenannten Linsensterne (Fig. 238 *v.st* u. *hst*) darstellen. Diese zeigen die Eigenthümlichkeit, dass ihre Strahlen an der vorderen und an der hinteren Linsenfläche in entgegengesetzter Richtung orientirt sind der Art, dass die drei Strahlen des einen Sterns die Zwischenräume der drei Strahlen des anderen Sterns halbiren.

Beim Erwachsenen wird die Figur eine complicirtere, indem an jedem der drei Hauptstrahlen noch seitliche Strahlen entstehen.

Wie sind die neu aufgelagerten Fasern entstanden? In letzter Instanz ist ihr Ursprung auf das an der vorderen Fläche des Organs gelegene Linsenepithel zurückzuführen. In diesem kann man auch in späteren Zeiten nicht selten Kerntheilungsfiguren beobachten. Die aus der Theilung hervorgehenden Zellen dienen zum Ersatz der Zellen, welche zu Linsenfasern auswachsen und sich auf die schon gebildeten Schichten neu auflagern. Die Neubildung findet nur am Linsenäquator (Fig. 237) statt in der schon oben beschriebenen Uebergangszone (*l'*), in der beim Erwachsenen sowohl wie beim Neugeborenen die cubischen Epithelzellen allmählich in cylindrische und fasrige Elemente übergehen, wovon man sich an jedem richtig geführten Durchschnitt überzeugen kann.

Beim Erwachsenen bestehen bekanntlich keine besonderen Ernährungsvorrichtungen für die Linse, welche sich nach erlangter Grösse nur wenig verändert und jedenfalls einen nur geringen Stoffwechsel besitzt. Anders liegt die Sache beim Embryo. Hier macht das lebhaftere Wachsthum auch einen besonderen Ernährungsapparat nothwendig. Derselbe ist bei den Säugethieren in der Gefässhaut der Linse (Tunica vasculosa lentis) gegeben (Fig. 236 und Fig. 237 *tv*). Darunter versteht man eine mit Blutgefässnetzen reichlich versehene Bindegewebsmembran, welche, nach aussen von der Linsenkapsel gelegen, sie allseitig einschliesst. Beim Menschen ist sie im zweiten Monat der Entwicklung bereits deutlich entwickelt. Ihre Gefässe stammen von den Glaskörpergefässen ab. Sie sind daher an der hinteren Wand stärkere Stämmchen. Diese biegen sich, in zahlreichere feinere Zweige aufgelöst, um den Linsenäquator herum und verlaufen nach der Mitte der vorderen Fläche, wo sie mit Endschlingen umbiegen und auch Verbindungen mit Gefässen der Iris in der Nähe des Pupillenrandes eingehen (Fig. 237 *x*).

Einzelne Theile der Ernährungshaut der Linse haben, weil sie zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Forschern entdeckt worden sind, verschiedene Namen erhalten, wie Membrana pupillaris, Membrana capsulo-pupillaris, Membrana capsularis. Am frühesten ist die Membrana pupillaris beobachtet worden, der Theil der Gefässhaut, welcher hinter dem Sehloch auf der vorderen Fläche der Linse gelegen ist. Man hat ihn deshalb am leichtesten gefunden, weil er zuweilen auch noch beim Neugeborenen als eine feine, das Sehloch verschliessende Haut bestehen bleibt und die Atresia pupillae congenita hervorruft. Später fand man dann, dass die Membrana pupillaris sich noch seitwärts vom Sehloch auch auf die vordere Fläche der Linse fortsetzt, und nannte diesen Theil Membr. capsulo-pupillaris. Zuletzt hat man auch die Ausbreitung der Blutgefässe an der hinteren Wand der Linse entdeckt: die Membrana capsularis. Es ist überflüssig, alle diese Namen beizubehalten, und am zweckmässigsten, wenn man nur von einer Ernäh-

rungshaut der Linse oder einer Membrana vasculosa lentis spricht.

Ihre grösste Ausbildung erreicht die Gefässhaut im 7. Monat, von welcher Zeit an sie sich zurückzubilden beginnt. Gewöhnlich ist sie vor der Geburt vollständig verschwunden, nur in Ausnahmefällen bleiben einige Theile bestehen. Gegen Ende des embryonalen Lebens hat übrigens auch die Linse selbst ihr Hauptwachsthum beendet. Denn nach Wägungen, die vom Anatomen Huschke angestellt worden sind, hat sie beim Neugeborenen ein Gewicht von 123 mg, beim Erwachsenen von 190 mg, so dass die gesammte Zunahme, die das Organ während des Lebens erfährt, nur 67 mg beträgt.

b) Die Entwicklung des Glaskörpers.

Die Frage nach der Entwicklung der Blutgefässhaut der Linse führt uns zum Glaskörper über. Wie oben erwähnt wurde, wächst vom embryonalen Bindegewebe her ein Fortsatz mit einer Blutgefässschlinge von unten her in die primäre Augenblase und den Augenstiel hinein. (Fig. 235). Die Blutgefässschlinge beginnt dann neue Seitenäste zu treiben, ebenso nimmt die anfänglich nur in geringer Menge vorhandene bindegewebige Grundsubstanz an Menge bedeutend zu und zeichnet sich dabei durch ihre ausserordentlich geringe Consistenz und ihren grossen Wasserreichthum aus (Fig. 236 und 237 *g*). In ihr finden sich auch hier und da einzelne sternförmige Bindegewebszellen; diese verschwinden aber später und lassen an ihre Stelle Wanderzellen (Leucocyten) treten, von denen man annimmt, dass sie eingewanderte weisse Blutkörperchen sind.

Ueber die Natur und Entwicklung des Glaskörpers stehen sich zwei verschiedene Ansichten gegenüber. Nach Kessler haben wir es nicht mit einer echten Bindesubstanz, sondern mit einem Transsudat, mit einer Flüssigkeit, die von den Blutgefässschlingen ausgeschieden worden ist, zu thun; die Zellen sind von Anfang an nichts anderes als eingewanderte weisse Blutkörperchen. Kölliker, Schwalbe und andere Forscher betrachten dagegen den Glaskörper als eine echte Bindesubstanz. Nach der Definition von Schwalbe, welcher ich mich anschliesse, besteht er aus einem ausserordentlich wasserreichen Bindegewebe, dessen fixe Zellen frühzeitig zu Grunde gegangen sind, dessen stark mit Wasser infiltrirte interfibrilläre Substanz aber von Wanderzellen durchzogen wird. Nach aussen wird der Glaskörper später noch von einer structurlosen Haut, der Membrana hyaloidea umgeben, welche von einigen Forschern zur Netzhaut hinzugerechnet wird, was nach Untersuchungen von Schwalbe nicht statthaft ist.

Der beim Erwachsenen ganz blutgefässleere Glaskörper ist beim Embryo mit Blutgefässen reichlich versehen. Dieselben stammen von der Arteria centralis retinae ab, dem in der Axe des Sehnerven verlaufenden Aste der Arteria ophthalmica.

Die Arteria centralis retinae verlängert sich von der Papille des Sehnerven an in einen Ast, welcher als Arteria hyaloidea bezeichnet wird. Dieser verläuft nach vorn durch den Glaskörper, in mehrere Zweige aufgelöst, nach der hinteren Fläche der Linse, wo sich seine zahlreichen Endäste in der Tunica vasculosa ausbreiten und am Aequator auf die vordere Linsenfläche übergehen. In dem letzten Monat des Embryonallebens bilden sich auch die Gefässe des Glaskörpers mit der

Ernährungshaut der Linse zurück, sie schwinden vollständig bis auf ein Rudiment des Hauptstammes, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn zur hinteren Fläche des Glaskörpers verläuft und bei der Rückbildung sich in einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlcanal, den Canalis hyaloideus, umwandelt.

c) Die Entwicklung des secundären Augenbechers und der Augenhäute.

Der Augenbecher verwandelt sich gleichzeitig mit der ihn umhüllenden Mesenchymschicht, welche die mittlere und die äussere Augenhaut liefert, so dass eine gemeinsame Besprechung beider geboten erscheint. Ich gehe dabei von dem in Figur 236 und 239 dargestellten Stadium aus. Auf demselben besitzt der Augenbecher noch eine weite Oeffnung, mit welcher er die Linse (*le*) umfasst. Diese wird vom Hornblatt entweder nur durch eine ausserordentlich dünne Mesenchymschicht, wie bei den Säugethieren, getrennt (Fig. 236), oder sie grenzt wie beim Hühnchen mit ihrer vorderen Fläche unmittelbar an das Hornblatt an (Fig. 239). Es fehlt daher anfangs zwischen Linse und Hornblatt eine besondere Anlage für die Hornhaut, es fehlt auch die Augenkammer und die Iris.

Die **Anlage der Hornhaut** stammt vom Mesenchym der Umgebung ab, welches als ein sehr zellenreiches Gewebe den Augapfel einhüllt. Beim Hühnchen (Fig. 239) wächst es schon am vierten Tage in dünner Schicht (*bi*) zwischen Hornblatt und vordere Linsenfläche hinein. Zuerst erscheint eine **structurlose Schicht**, dann wandern vom Rande her zahlreiche Mesenchymzellen in sie hinein und werden zu den Hornhautkörperchen. Diese scheiden die Hornhautfasern aus in derselben Weise wie die embryonalen Bindegewebszellen die Bindegewebsfasern, während die structurlose Schicht theils die Kittsubstanz zwischen ihnen liefert, theils sich an der vorderen und hinteren Wand in dünner Lage frei von Zellen erhält und unter chemischer Metamorphose zur Membrana elastica anterior und zur DESCEMET'schen Membran wird.

Das innere Epithel der Hornhaut kommt beim Hühnchen ausserordentlich früh zur Entwicklung. Denn sowie die oben erwähnte structurlose Schicht

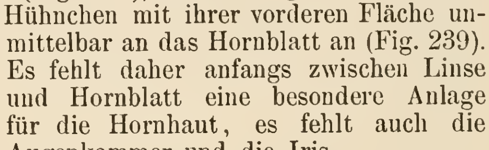


Fig. 239. Durchschnitt durch den vorderen Abschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryos am fünften Tage der Bebrütung. Nach KESSLER.

he Hornhautepithel; *le* Linsenepithel; *h* structurlose Schicht der Hornhautanlage; *bi* embryonale Bindesubstanz, welche den Augenbecher einhüllt und zwischen Linsenepithel (*le*) und Hornhautepithel (*he*) eindringend, die Anlage der Hornhaut liefert; *ab* äusseres, *ib* inneres Blatt des secundären Augenbechers.

(Fig. 239 *h.*) eine gewisse Dicke erreicht hat, breiten sich an ihrer inneren Fläche vom Rand her Mesenchymzellen aus und ordnen sich zu einem einschichtigen dünnen Plattenepithel an. Hiermit ist auch die Einleitung zur Bildung der vorderen Augenkammer gegeben. Denn es hebt sich jetzt die dünne Hornhautanlage, welche zuerst noch der vorderen Linsenfläche unmittelbar auflag, von dieser etwas ab und wird durch einen mit Flüssigkeit (Humor aqueus) gefüllten Spaltraum getrennt, der am frühzeitigsten am Rande des secundären Augenbechers bemerkbar wird und von hier sich nach dem vorderen Pol der Linse ausbreitet. Eine bedeutendere Grösse und ihre definitive Form gewinnt die Augenkammer aber erst durch die Entwicklung der Iris.

Ueber die Entstehung der structurlosen Schicht, die beim Hühnchen als erste Anlage der Hornhaut beschrieben wird, herrschen zwei entgegengesetzte Ansichten. Nach Kessler ist sie ein Abscheidungsproduct des Hornblatts, während die Hornhautkörperchen vom Mesenchym einwandern. Nach ihm ist daher die Cornea aus zwei ganz verschiedenen Anlagen zusammengesetzt. Nach Kölliker dagegen entwickelt sie sich in allen ihren Theilen aus dem Mesenchym und eilt nur die homogene Grundsubstanz in ihrem Wachsthum und ihrer Ausbreitung den Zellen voraus.

Bei den Säugethieren (Fig 236) liegen die Verhältnisse ein wenig anders als beim Hühnchen, denn sowie sich bei ihnen das Linsensäckchen ganz abgeschnürt hat, wird es schon von einer dünnen Mesenchymschicht (*h*) mit spärlichen Zellen umhüllt und vom Hornblatt getrennt. Die dünne Schicht verdickt sich rasch, indem Zellen aus der Umgebung in sie einwandern. Dann sondert sie sich (Fig. 237) in zwei Lagen, in die Pupillarhaut (*tv*) und in die Anlage der Hornhaut (*h*). Erstere ist eine dünne, der vorderen Linsenfläche aufliegende, mit Blutgefässen reichlich versehene Membran, deren Gefässnetz einerseits nach hinten mit den Glaskörpergefässen zusammenhängt und mit ihnen zusammen die Tunica vasculosa lentis herstellt, andererseits am Rande des Augenbechers mit dem Gefässnetz desselben anastomosirt. Von der Pupillarhaut grenzt sich die Anlage der Hornhaut erst von der Zeit an schärfer ab, wo sich zwischen beiden die Augenkammer (*k*) als ein schmaler Spaltraum ausbildet, welcher mit dem Auftreten der Iris allmählich an Ausdehnung gewinnt.

Während dieser Vorgänge hat auch der Augenbecher selbst seine Beschaffenheit verändert. Seine äussere und seine innere Lamelle werden immer verschiedenartiger von einander. Die erstere (Fig. 236 u. 237 *pi*) bleibt dünn und stellt eine einfache Lage cubischer Epithelzellen dar. In diesen lagern sich schwarze Pigmentkörnchen in immer reicherem Maasse ab, bis schliesslich die ganze Lamelle auf dem Durchschnitt als ein schwarzer Streifen erscheint. Die innere Schicht (*r*) dagegen bleibt mit Ausnahme eines Theils der Randzone ganz frei von Pigment, sie verdickt sich bedeutend, indem die Zellen, wie in der Wand der Hirnblasen, mehrfach übereinander liegen, sich strecken und spindelige Form annehmen.

Ferner treten Bechergrund und Becherrand in einen Gegensatz zu einander und eilen verschiedenen Bestimmungen entgegen, indem der erstere sich zur Netzhaut umwandelt, der letztere in hervorragendem Maasse an der Bildung des Ciliarkörpers und der Iris betheiligt ist.

Der Becherrand (Fig. 237 *rz*, Fig. 240 * u. Fig. 241) verdünnt sich stark, indem sich an seinem inneren Blatt die Zellen in einfacher Schicht anordnen, eine Zeit lang noch cylindrisch sind, dann eine cubische Form annehmen. Mit seiner Verdünnung geht aber gleichzeitig eine Verbreiterung in der Fläche Hand in Hand. In Folge dessen wächst jetzt der Rand des Bechers in die Augenkammer zwischen Hornhaut und vordere Linsenfläche hinein, bis er nahezu die Mitte derselben erreicht hat. Er umgrenzt dann schliesslich nur noch eine enge Oeffnung, die in die Höhle des Augenbechers hineinführt, das Sehloch oder die Pupille. Von ihm leitet sich, wie KESSLER zuerst gezeigt hat, die Pigmentschicht der Iris her. (Fig. 240 1 u. 2.) Wie in der äusseren Epithellamelle, lagern sich jetzt auch Pigmentkörnchen in der inneren Lamelle ab, so dass schliesslich beide nicht mehr als getrennte Lagen zu unterscheiden sind.



Mit der Flächenausbreitung der beiden Epithellamellen hält die ihnen von aussen anliegende Mesenchymschicht gleichen Schritt. Sie verdickt sich und liefert das mit glatten Muskelzellen und Gefässen reich versehene Stroma der Iris (Fig. 240 3). Dieses geht bei Säugethieren (Fig. 237 *x*) eine Zeit lang in die Tunica vasculosa lentis (*tv*) über, in Folge dessen das Sehloch bei den Embryonen durch eine feine, blutgefässführende Bindegewebshaut verschlossen ist, wie schon früher erwähnt wurde.

Eine interessante Veränderung erfährt der nach hinten an das Irispigment angrenzende und den Aequator der Linse umgebende Theil des Augenbechers, der ebenfalls noch mit zur verdünnten Randzone hinzu gehört. (Fig. 240 *ck*.) Er bildet sich gemeinsam mit der angrenzenden Bindegewebsschicht zu dem Ciliarkörper des Auges um. Dieser Process beginnt beim Hühnchen am 9. oder 10. Tage der Bebrütung (KESSLER), beim Menschen am Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats (KÖLLIKER). Die verdünnte, epitheliale Doppellamelle des Bechers legt sich in Folge eines besonders intensiven Flächenwachsthums in zahlreiche kurze Falten, die parallel zu einander gestellt, in radiärer Richtung den Linsenäquator umgeben. Am Wucherungs-

Fig. 240. Durchschnitt durch den Randtheil des Augenbechers von einem Embryo der Singdrossel (Turdus musicus). Nach KESSLER.

r Retina; *pi* Pigmentepithel der Retina (äussere Lamelle des Augenbechers); *bi* bindegewebige Umhüllung des Augenbechers (Choroidea und Sclera); * Ora serrata (Grenze zwischen Randzone und Grund des Augenbechers); *ck* Ciliarkörper; 1. 2. 3. Iris; 1. u. 2. äussere und innere Lamelle der pars iridis retinae; 3. Bindegewebsplatte der Iris; *lp* Ligamentum pectinatum iridis; *sch* SCHLEMM'scher Canal; *D* DESCEMET'sche Membran; *h* Hornhaut; *he* Hornhautepithel

process bleibt die angrenzende Mesenchymschicht, wie an der Iris, so auch hier nicht unbetheiligt und dringt mit feinen Fortsätzen zwischen die Faltenblätter hinein. Ueber ihre ursprüngliche Form bei Säugethieren giebt ein Querschnitt durch den eingefalteten Theil des Augenbechers von einem 10 cm langen Katzenembryo (Fig. 241) Aufschluss. Er zeigt,

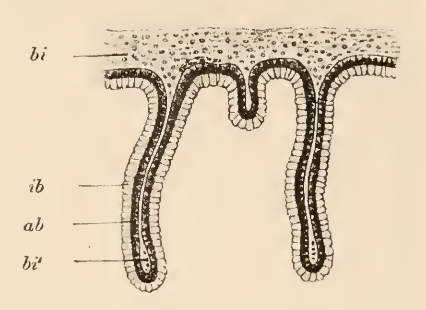


Fig. 241. Querschnitt durch den Ciliartheil des Auges von einem Katzenembryo von 10 cm Länge. Nach KESSLER.

Man sieht drei durch Einfaltung des Augenbechers entstandene Ciliarfortsätze (Processus ciliares); *bi* bindegewebiger Theil des Ciliarkörpers; *ib* inneres Blatt; *ab* äusseres pigmentirtes Blatt des Augenbechers; *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

dass die einzelnen Falten sehr schmal sind und in ihrem Innern nur eine sehr geringfügige Menge embryonalen Bindegewebes (*bi'*) mit feinen Capillaren einschliessen, dass von den beiden Epithellagen im Unterschied zum Pigmentepithel der Iris nur die äussere (*ab*) pigmentirt ist, während sich die innere (*ib*) auch später unpigmentirt erhält und aus kurzen cylindrischen Zellen zusammensetzt.

Später nehmen die Ciliarfortsätze durch Vermehrung des an Blutgefässen sehr reichen Bindegewebsgerüstes an Dicke bedeutend zu und gehen eine festere Verbindung mit der Linsenkapsel durch Ausbildung der Zonula Zinnii ein. Letztere entsteht nach den Angaben KÖLLIKER's beim Menschen im vierten Monat durch einen Vorgang, der hier wie bei anderen Säugethieren noch wenig aufgeklärt ist.

LIEBERKÜHN bemerkt von der Zonula, dass sie bei Augen, welche die Hälfte ihrer definitiven Grösse erreicht haben, deutlich wahrnehmbar sei. Nehme man an einem Auge den Glaskörper nebst Linse heraus und entferne darauf die letztere, indem man ihre Kapsel an der Vorderseite eröffne, so erscheint der Rand der Kapsel rings umgeben von Gefässen, welche von der hinteren auf die vordere Fläche übertreten.

An den Stellen, wo die Processus ciliares vollständig entfernt sind, sehe man Büschel von feinen Fasern, welche den Thälern zwischen den Ciliarfortsätzen entsprechen und diese ausfüllen, aber auch zwischen diesen Büscheln bemerke man in dünner Lage eben solche feingestreifte Massen, welche auf den Höhen der Ciliarfortsätze gelegen haben müssen. Ferner gibt LIEBERKÜHN an, dass im Innern dieses gestreiften Gewebes zahlreiche Zellenkörper liegen von dem Aussehen, wie sie sonst im embryonalen Glaskörper späterer Zeit vorkommen." Nach dieser Darstellung scheint es mir, dass sich die Zonula durch histologische Differenzirung von Bindegewebszellen entwickelt, welche der gefässhaltigen Linsenkapsel angehören.

ANGELUCCI lässt die Zonula aus dem vorderen Theil des Glaskörpers entstehen; er findet denselben zur Zeit, wo Iris und Ciliarfortsätze sich entwickeln, von feinen Fasern durchzogen, welche von der Ora serrata bis zum Rande der Linse verlaufen. Zwischen den Fasern beschreibt er spärliche Wanderzellen, welche jedoch an ihrer Bildung keinen Antheil haben sollen.

Der Grund des Bechers (Fig. 236, 237, 240) liefert den wichtigsten Theil des Auges, die Netzhaut. Seine innere Lamelle (r) verdickt sich in zunehmendem Maasse und gewinnt, indem ihre Zellen zu langen Spindeln werden und sich in mehreren Lagen in einander schieben, ein ähnliches Aussehen, wie die embryonale Hirnwand. Gegen den angrenzenden, verdünnten Theil der Augenblase, welcher die Ciliarfalten liefert, setzt sie sich später mit einer gezackten Linie, der Ora serrata, ab (in Figur 240 an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle). Frühzeitig gewinnt sie auch an ihren beiden Flächen eine schärfere Begrenzung durch Ausscheidung zweier feiner Häutchen; gegen die Anlage des Glaskörpers zu grenzt sie sich durch die Membrana limitans interna, gegen die äussere Lamelle, die zum Pigmentepithel wird, durch die Membrana limitans externa ab.

Im Fortgang der Entwicklung differenziren sich ihre gleichartigen Zellen in sehr verschiedener Weise, wodurch die bekannten, von Max Schultze unterschiedenen zehn Schichten zu Stande kommen. Auf die Einzelheiten dieses histologischen Differenzirungsprocesses sei hier nicht näher eingegangen, dagegen noch einiger Punkte von allgemeiner Bedeutung gedacht.

Wie Wilhelm Müller in seiner Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere klar auseinandergesetzt hat, erfolgt die Entwicklung der ursprünglich gleichartigen Epithelzellen der Netzhaut bei allen Wirbelthieren nach zwei Hauptrichtungen: ein Theil derselben wird zu Sinnesepithelien und zu den specifischen Gebilden des centralen Nervensystems, zu Ganglienzellen und Nervenfasern, ein anderer Theil wandelt sich zu stützenden und isolirenden Elementen um, zu den Müller'schen Radialfasern und den granulirten Schichten, welche man als epitheliales Stützgewebe (Fulcrum) zusammenfassen kann. Zu den Abkömmlingen des Epithels gesellen sich endlich noch bindegewebige Elemente hinzu, die in gleicher Weise, wie am centralen Nervensystem, aus dem Bindegewebe der Umgebung in die epitheliale Lage zum Zweck ihrer besseren Ernährung hineinwachsen. Es sind Aeste der Arteria centralis retinae mit ihren ausserordentlich dünnen, bindegewebigen Gefässscheiden. Eine Ausnahme machen nur die Petromyzonten, deren Retina frei von Gefässen bleibt. Bei allen übrigen Wirbelthieren breiten sie sich nur in den inneren Schichten der Netzhaut aus, lassen dagegen die Schicht der äusseren Körner und der Stäbchen und Zapfen frei; letztere hat man auch als Sinnesepithel den übrigen mit Ganglienzellen und Nervenfasern versehenen Abschnitten, dem Gehirntheil der Netzhaut, entgegengestellt.

Unter allen Theilen der Netzhaut entwickelt sich mit am spätesten die so bemerkenswerthe Stäbchen- und Zapfenschicht. Nach den Untersuchungen von Kölliker, Babuchin, Max Schultze und W. Müller entsteht sie als ein Bildungsproduct der äusseren Körnerschicht, welche man, wie gesagt, als das eigentliche, aus feinen, spindeligen Elementen zusammengesetzte Sinnesepithel des Auges auffasst. Beim Hühnchen macht sich die Entwicklung der Stäbchen und Zapfen am zehnten Tage der Bebrütung bemerkbar. Von blindgeborenen Jungen von Katze und Kaninchen gibt Max Schultze an, dass erst in den ersten Tagen nach der Geburt ihre Anlage nachzuweisen sei; bei anderen Säugethieren und beim Menschen erfolge sie dagegen vor der Geburt.

Solange Stäbchen und Zapfen noch nicht vorhanden sind, ist bei

allen Wirbelthieren das innere Blatt des Augenbechers gegen das äussere durch eine vollkommen glatte Contour abgegrenzt, die von der Membrana limitans externa herrührt. Dann erscheinen auf dieser zahlreiche, kleine, glänzende Höcker, die von den peripheren Enden der äusseren Körner oder der Sehzellen ausgeschieden worden sind. Die Höcker, welche aus einer protoplasmatischen Substanz bestehen und sich in Carmin roth färben, strecken sich mehr in die Länge und erhalten die Form des Innengliedes. Zuletzt setzen sie an ihrer Oberfläche noch das Aussenglied an, welches Max Schultze und W. Müller seiner lamellösen Structur wegen einer Cuticularbildung vergleichen.

Indem die Stäbchen und Zapfen der Sehzellen in dieser Weise über die Membrana limitans externa hervorwachsen, dringen sie in die dicht anliegende äussere Lamelle des Augenbechers hinein, welche zum Pigmentepithel der Retina (Fig. 236, 237, 240 *pi*) wird; sie kommen mit ihren Aussengliedern in kleine Nischen der grossen, hexagonalen Pigmentzellen zu liegen, so dass die einzelnen Elemente ringsum durch pigmentirte Scheidewände von einander isolirt werden.

Noch einige Worte über die bindegewebige Umhüllung, die dem Grunde des Augenbechers zugetheilt ist. Dieselbe gewinnt hier ebenso wie am Ciliarkörper und an der Iris ein besonderes, für diesen Abschnitt characteristisches Gepräge. Sie sondert sich in Gefäss- und Faserhaut, die beim Menschen in der sechsten Woche (Kölliker) unterscheidbar werden. Die erstere zeichnet sich früh durch ihren Gefässreichthum aus und entwickelt nach dem Augenbecher zu eine besondere, mit engen Maschen capillarer Gefässe ausgestattete Schicht als Choriocapillaris zur Ernährung der Pigment-, der Stäbchen- und Zapfenschicht des Auges, welche ja eigener Blutgefässe entbehren. Eine weitere Verschiedenheit im Vergleich zum Ciliarkörper besteht noch darin, dass am Grunde des Augenbechers die Aderhaut von den angrenzenden Häuten des Auges leicht trennbar ist, während am Ciliarkörper zwischen allen ein fester Zusammenhang stattfindet.

Wenn wir jetzt noch auf die zuletzt besprochenen Entwicklungsprocesse einen Rückblick werfen, so wird uns aus der kurzen Skizze das Eine klar hervortreten, dass für die Entstehung der einzelnen Augenabschnitte die Formveränderungen des secundären Augenbechers von hervorragender Bedeutung sind. Durch verschiedenartige Wachsthumsprocesse, die im vierten Capitel eine allgemeine Besprechung gefunden haben, sondern sich an ihm drei verschiedene Abschnitte. Durch Wachsthum in die Dicke und verschiedenartige Differenzirung der mehrfachen Zellenlagen wird die Netzhaut, dagegen durch Ausdehnung in die Fläche ein vorderer, verdünnter Theil gebildet, welcher das Sehloch umgrenzt und durch Faltenbildung in der Umgebung der Linse eine neue Sonderung in zwei Abschnitte eingeht. Aus dem eingefalteten, an der Ora serrata von der Netzhaut sich abgrenzenden Abschnitt entwickelt sich der innere Epithelüberzug des Ciliarkörpers, aus dem glatt bleibenden, verdünnten, das Sehloch umgrenzenden Abschnitt das Pigmentepithel (Uvea) der Iris. An dem secundären Augenbecher hat man mithin jetzt drei Bezirke als Retina-, Ciliar- und Iristheil zu unterscheiden. Jedem dieser Bezirke passt sich das angrenzende Bindegewebe und namentlich der Theil, der zur mittleren Augenhaut wird, in eigenartiger Weise an und liefert hier die Bindegewebsplatte der Iris mit ihrer glatten Musculatur, dort das Bindegewebsgerüst des

Ciliarkörpers mit dem Ciliarmuskel, dort die blutgefässreiche Chorioidea mit der Choriocapillaris und Lamina fusca.

Am Augenbecher war bei seiner Entwicklung eine Spalte an seiner unteren Wand entstanden (Fig. 235 *au.s*). Sie bezeichnete die Stelle, an welcher die Anlage des Glaskörpers in das Innere hineingewachsen war. Was ist das schliessliche Schicksal dieser Spalte, welche in der Literatur meist als Choroidealspalte aufgeführt wird?

Dieselbe ist eine Zeit lang leicht kenntlich, wenn sich in der äusseren Lamelle des Augenbechers Pigment abgelagert hat. Dann nämlich erscheint sie an der unteren inneren Seite des Augapfels als ein heller, unpigmentirter Streifen, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn bis zum Pupillarrande reicht.

Aus dieser Erscheinung erklärt sich auch der Name Choroidealspalte. Er stammt noch aus einer Zeit, wo man die Entstehung des Augenbechers nicht genau kannte und wo man das Pigmentepithel noch zur Choroidea hinzurechnete. In dem Mangel des Pigments längs eines hellen Streifens an der unteren Seite des Augapfels erblickte man daher einen Defect der Choroidea, eine Choroidealspalte.

Später geht der helle Streifen verloren. Die Augenspalte schliesst sich, indem ihre Ränder verwachsen und in der Naht sich Pigment ablagert. Beim Hühnchen geschieht dies am neunten Tage, beim Menschen in der sechsten bis siebenten Woche.

Noch in einer doppelten Beziehung ist der Augenspalt bemerkenswerth.

Bei vielen Wirbelthieren (Fische, Reptilien, Vögel) wächst durch den Spalt, ehe er sich schliesst, ein mit Blutgefässen reich versehener Fortsatz der Aderhaut in den Glaskörper hinein und bildet hier eine vom Sehnerv zur Linse verlaufende, lamellenartige Hervorragung. Bei den Vögeln hat er den Namen Kamm (Pecten) erhalten, da er sich in zahlreiche, parallel gestellte Leisten einfaltet. Er besteht fast nur aus Gefässwandungen, welche von einer geringen Menge eines schwarz pigmentirten Bindegewebes zusammengehalten werden.

Bei den Säugethieren fehlt eine derartige Einwucherung in den Glaskörper. Der Verschluss der Choroidealspalte geschieht frühzeitig und vollständig.

Zuweilen wird beim Menschen der normale Entwicklungsprocess gehemmt, so dass die Ränder der Augenspalte offen bleiben. Dies hat dann meist auch eine mangelhafte Ausbildung der Gefässhaut des Auges an der entsprechenden Stelle zur Folge, ein Zeichen, wie sehr die Entwicklung der bindegewebigen Umhüllung — was schon früher betont wurde — von den Bildungsprocessen der beiden Epithelblätter abhängig ist. Es fehlt daher längs eines vom Sehnerven beginnenden Streifens sowohl das Retina-, als auch das Choroidealpigment, so dass nach innen pie weisse Faserhaut des Auges durchschimmert und bei der Untersuchung mit dem Augenspiegel wahrgenommen werden kann. Wenn der Defect sich ganz bis nach vorn zum Rande der Pupille erstreckt, kommt es zu einer Spaltbildung in der Iris, welche bei äusserlicher Besichtigung des Auges leicht auffällt. Die beiden Hemmungsbildungen werden als Choroideal- und Irisspalte (Coloboma choroideae und Coloboma iridis) von einander unterschieden.

d) Die Entwicklung des Sehnerven.

Dadurch, dass die primäre Augenblase durch die Anlage des Glaskörpers auch von unten her eingestülpt worden ist, steht der Sehstiel (Fig. 242), der die Verbindung mit dem Zwischenhirn vermittelt, mit beiden Blättern des Bechers in directem Zusammenhang. In das äussere Blatt oder das Pigmentepithel der Retina geht seine dorsale Wand über, in das innere Blatt, welches zur Netzhaut wird, verlängert sich seine ventrale Wand. So hat die Entwicklung einer unteren Augenspalte, abgesehen von der Anlage des Glaskörpers, auch noch eine Bedeutung dafür, dass Retina und Sehnerv in directer Verbindung bleiben. Denn wenn wir uns die Augenblase allein an ihrer vorderen Fläche durch die Linse eingestülpt denken, so würde die Wandung des Sehnerven sich nur in das äussere nicht eingestülpte Blatt fortsetzen, dagegen mit der Retina selbst oder dem eingestülpten Theil ohne directen Zusammenhang sein.

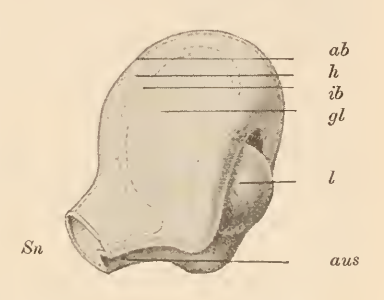


Fig. 242. Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper. *ab* äussere Wand des Bechers; *ib* innere Wand desselben; *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet; *Sn* Anlage des Sehnerven (Augenstiel mit Rinnenbildung an seiner unteren Fläche); *aus* Augenspalte; *gl* Glaskörper; *l* Linse.

Ursprünglich stellt der Sehnerv eine Röhre mit enger Höhlung dar, welche den Hohlraum der Augenblase mit dem dritten Ventrikel verbindet (Fig. 234 *A*). Allmählich geht er in einen soliden Strang über. Bei den meisten Wirbelthieren geschieht dies einfach in der Weise, dass die Wandungen des Stiels durch Wucherung der Zellen sich verdicken, bis der Hohlraum zum Schwund gebracht ist. Bei den Säugethieren wird in dieser Art nur der grössere, an das Gehirn grenzende Abschnitt umgeändert, der kleinere, an die Augenblase sich ansetzende Theil dagegen wird eingestülpt, indem sich die Augenspalte noch eine Strecke weit nach rückwärts verlängert und die ventrale gegen die dorsale Wand eindrückt. Hier nimmt demnach der Sehnerv die Form einer Rinne an, in welche sich ein bindegewebiger Strang einbettet mit einem Blutgefäss, das zur Arteria centralis retinae wird. Letztere wird später durch Verwachsung der Rinnenränder ganz in das Innere aufgenommen.

Eine Zeitlang besteht der Sehnerv einzig und allein aus spindeligen, geschichteten, radiär gestellten Zellen und gleicht in seinem feineren Aufbau der Wandung des Gehirns und der Augenblase. Ueber seine weiteren Umwandlungen und vor allen Dingen über die Entstehung der Nervenfasern in ihm weichen die Ansichten aus einander; es machen sich hier ähnliche Verschiedenheiten wie über die Entstehung der peripheren Nervenfasern geltend. Drei verschiedene Theorieen sind hierüber aufgestellt worden.

Nach der älteren Ansicht, die auch von Lieberkühn getheilt wird, entwickeln sich die Sehnervenfasern in loco durch Auswachsen der spinde-

ligen Zellen. Nach HIS, KÖLLIKER und W. MÜLLER dagegen wird von der Wand des Augenblasenstiels nur ein Stützgewebe geliefert, während die Nervenfasern von aussen hineinwachsen, sei es vom Gehirn nach der Netzhaut (HIS, KÖLLIKER) oder in umgekehrter Richtung (MÜLLER). Der Stiel der Augenblase würde nach dieser Ansicht für die Nervenfasern gewissermaassen nur ein Leitgebilde darstellen, würde ihnen nur den Weg für ihr Wachsthum vorzeichnen. Wenn das Einwachsen erfolgt ist, sind die Stützzellen, wie KÖLLIKER beschreibt, im Innern in radiärer Richtung angeordnet und so unter einander verbunden, dass sie ein zartes Fachwerk mit längs verlaufenden Lücken bilden. In diesen stecken die kleinen Bündel feinster, kernloser Nervenfasern und zahlreiche in Längsreihen angeordnete Zellen, die ebenfalls noch zum epithelialen Stützgewebe gehören und das Gerüstwerk vervollständigen helfen.

Nach aussen wird der embryonale Sehnerv von einer Bindegewebshülle umgeben, die sich wie am Gehirn und secundären Augenbecher in eine innere, weichere, blutgefässreiche und in eine äussere derbfaserige Schicht sondert. Die erstere oder die Pialscheide verbindet die weiche Hirnhaut und die Aderhaut des Auges, die letztere oder die Duralscheide ist eine Fortsetzung der Dura mater und geht am Augapfel in die Sclera über. Später gewinnt der Sehnerv eine noch complicirtere Structur dadurch, dass die Pialscheide mit gefässhaltigen Fortsätzen in das Innere hineinwächst und die Nervenbündel und die ihnen zugetheilten epithelialen Stützzellen mit bindegewebigen Umhüllungen versorgt.

Wie schon hervorgehoben wurde, ist die Richtung, in welcher die Sehnervenfasern in den Augenblasenstiel hineinwachsen sollen, noch strittig. HIS, welchem sich KÖLLIKER anschliesst, lässt sie aus Ganglienzellengruppen des Gehirns (Thalamus opticus, Vierhügel) hervorwachsen und sich erst secundär in der Netzhaut ausbreiten: er stützt sich einerseits auf die Uebereinstimmung, die hierin mit der Entwicklung der übrigen peripheren Nerven besteht, andererseits auf den Umstand, dass die Nervenfasern zuerst in der Nähe des Gehirns deutlich erkennbar werden.

W. MÜLLER dagegen lässt das Hervorwachsen in entgegengesetzter Richtung geschehen, er lässt die Sehnervenfasern als Ausläufer der in der Netzhaut gelegenen Ganglienzellen entstehen und mit dem centralen Endapparat erst secundär in Verbindung treten. In seiner Meinung wird er durch Befunde bei Petromyzon bestärkt, welches er als eines der werthvollsten Objecte bezeichnet, um die Streitfrage über die Entstehung des Sehnerven zu lösen. Hinsichtlich dieser Streitfrage verweise ich übrigens auch auf den Abschnitt, der über die Entwicklung des peripheren Nervensystems handelt (Seite 353).

e) Die Entwicklung der Hülfsapparate des Auges.

Mit dem Augapfel treten Hülfsapparate in Verbindung, die in verschiedener Weise zum Schutz der Hornhaut dienen: die Augenlider mit den MEIBOM'schen Drüsen und den Wimpern, die Thränendrüse und der Thränencanal.

Frühzeitig entwickelt sich das obere und das untere Augenlid, indem die Haut in einiger Entfernung vom Hornhautrand zwei über die Oberfläche hervorragende Falten bildet. Dieselben wachsen von

oben und unten über die Hornhaut herüber, bis sie sich mit ihren Rändern berühren, und erzeugen so vor dem Augapfel den durch die Lidspalte geöffneten Conjunctivalsack. Letzterer Name rührt daher, weil das innerste Blatt der Lidfalten, das sich am Fornix auf die vordere Fläche des Augapfels umschlägt, wie eine Schleimhaut beschaffen ist und als Conjunctiva oder Bindehaut des Auges besonders unterschieden wird.

Bei manchen Säugethieren und ebenso beim Menschen kommt es während des embryonalen Lebens zu einem vorübergehenden Verschluss des Conjunctivalsackes. Die Lidränder vereinigen sich in ganzer Ausdehnung und verwachsen mit ihrem Epithelüberzug. Beim Menschen beginnt die Verwachsung im dritten Monat und bildet sich meist kurze Zeit vor der Geburt wieder zurück, welchen Vorgang man als die Lösung der Augenlider bezeichnet. Bei manchen Reptilien aber (Schlangen) wird der Verschluss ein bleibender. Dadurch entsteht bei ihnen noch vor der Hornhaut eine dünne, durchsichtige Haut.

Während der Verwachsung der Augenlider entwickeln sich am Rande derselben beim Menschen die Meibom'schen Drüsen. Die Zellen des Rete Malpighii fangen an zu wuchern und in die mittlere bindegewebige Platte der Augenlider solide Zapfen zu treiben, die sich etwas später mit seitlichen Knospen bedecken. Eine Höhlung erhalten die anfangs vollständig soliden Drüsen dadurch, dass die central gelegenen Zellen verfetten und sich auflösen.

Etwa zur Zeit, wo sich die Meibom'schen Drüsen bilden, erfolgt auch die Anlage der Augenwimpern, welche mit der Entwicklung der gewöhnlichen Haare übereinstimmt und daher bei diesen in einem späteren Capitel besprochen werden wird.

Bei den meisten Wirbelthieren gesellt sich zu dem oberen und dem unteren Augenlid noch ein drittes hinzu, die Nickhaut oder Membrana nictitans, welche sich an der inneren Seite des Auges als eine senkrechte Falte der Bindehaut (Conjunctiva) anlegt. Beim Menschen ist sie nur in verkümmertem Zustand als Plica semilunaris vorhanden. Eine Anzahl kleiner Drüsen, die sich in ihr entwickeln, bedingen ein kleines röthliches Knötchen (die Caruncula lacrimalis).

Ein weiteres Hilfsorgan des Auges, welches dazu bestimmt ist, den Conjunctivalsack feucht und die vordere Fläche der Hornhaut rein zu erhalten, ist die Thränendrüse. Sie entwickelt sich beim Menschen im dritten Monat durch Sprossenbildung des Epithels des Conjunctivalsacks an der Aussenseite des Auges an der Stelle, wo die Bindehaut des oberen Augenlides in die Bindehaut des Augapfels übergeht. Die Sprossen verzweigen sich nach Art der acinösen Drüsen, sind zunächst wie die Meibom'schen Drüsen, solid und höhlen sich nach und nach vom Hauptausführgang nach den feineren Zweigen zu aus.

Um das im Conjunctivalsack sich ansammelnde Secret der verschiedenen Drüsen, vornehmlich aber die Thränenflüssigkeit, zu entfernen, hat sich ein besonderer Thränen-Ausführapparat entwickelt, der von dem inneren Augenwinkel in die Nasenhöhle führt. Ein solcher ist von den Amphibien an in allen Wirbelthierclassen vorhanden und auf seine Entwicklungsgeschichte besonders von Born in einer Reihe von Arbeiten untersucht worden.

Bei den Amphibien beginnt er sich erst zu der Zeit anzulegen,

wo in der häutigen Nasenkapsel der Verknorpelungsprocess bemerkbar wird. Es geräth dann die Schleimschicht der Epidermis längs einer Linie, die von der Innenseite des Auges direct zur Nasenhöhle führt, in Wucherung und senkt sich als eine solide Leiste in die unterliegende Bindegewebsschicht ein. Dann schnürt sich die Leiste von der Nase bis zum Auge hin ab, erhält nachträglich eine Höhle, wodurch sie zu einem von Epithel ausgekleideten Canal wird, und setzt sich durch eine Oeffnung mit der Nasenhöhle in Verbindung. Nach dem Auge zu theilt sich die Leiste in zwei Röhrchen, die mit dem Conjunctivalsack bei der Abschnürung in Verbindung bleiben und aus ihm die Thränenflüssigkeit aufsaugen.

Bei den Vögeln, den Säugethieren und dem Menschen (Fig. 243) ist die Stelle, an welcher sich der Thränencanal anlegt, schon äusserlich frühzeitig gekennzeichnet durch eine Furche, welche vom inneren Augenwinkel zur Nasenhöhle führt. Durch sie werden zwei Wülste schärfer abgegrenzt, welche als Oberkieferfortsatz und äusserer Nasenfortsatz bei der Bildung des Gesichts eine Rolle spielen, wo sie uns später noch weiter beschäftigen werden. Nach Coste und Kölliker entsteht nun der Thränencanal in einfacher Weise dadurch, dass sich die Ränder der Thränen-Rinne zusammenlegen und verwachsen. Diesen älteren Angaben sind Born und Legal, von denen der eine die Reptilien und Vögel, der andere die Säugethiere untersucht hat, entgegengetreten; nach ihnen entsteht in einer ähnlichen Weise wie bei den Amphibien vom Grund der Thränenfurche aus durch Wucherung der Schleimschicht eine Epithelleiste, die sich ablöst und erst ziemlich spät zu einem Canal aushöhlt. Einen vermittelnden Standpunkt nimmt Ewetsky ein. Er lässt durch Wucherung des Epithels sich die Wände der tiefen und engen Thränenfurche an ihrem Grunde zusammenlegen und so in eine solide Leiste übergehen, auf welcher äusserlich noch eine seichte Furche hinzieht. Die Leiste schnürt sich dann ab und zeigt sich jetzt aus zwei Zellenarten zusammengesetzt: 1) aus zwei bis drei Lagen oberflächlicher radiär gestellter Zellen und 2) aus centralen mehr rundlichen Elementen. Letztere gehen später zu Grunde, wodurch der abgeschnürte Epithelstrang zum Canal wird. Hiernach ist also die Leiste keine vollständige Neubildung, sondern nur ein Theil der Thränenfurche selbst.

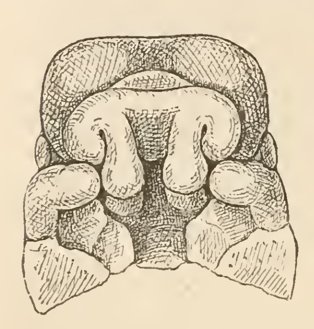


Fig. 243. Kopf eines menschlichen Embryos, von welchem die Unterkieferfortsätze entfernt sind, um die Decke des primitiven Mundraums überblicken zu können.

Der vermittelnde Standpunkt von Ewetsky scheint mir den wahren Sachverhalt am richtigsten getroffen zu haben. Denn wenn wir uns die Frage vorlegen, wie der Thränencanal in der Stammgeschichte ursprünglich entstanden sein mag, so werden wir ihn wohl von einer Rinne ableiten müssen, durch welche zuerst Conjunctivalsack und Nasenhöhle in Verbindung getreten sind. Wenn wir hie und da, wie zum Beispiel bei den Amphibien, den Thränencanal von vorn herein allein als eine solide von der Epidermis ausgehende Leiste angelegt sehen, so werden wir uns daran zu erinnern haben, wie auch in anderen Fällen ursprünglich rinnenförmige Anlagen, wie die Medullarfurche, unter besonderen Umständen als solide Leisten erscheinen.

Was schliesslich noch die Entwicklung der Thränenröhrchen bei Vögeln und Säugethieren betrifft, so führen Born und Legal das obere Thränenröhrchen auf das Anfangsstück der Epithelleiste zurück und lassen das untere aus dem oberen hervorsprossen. Ewetsky dagegen lässt das Anfangsstück der Epithelleiste am inneren Augenwinkel sich verbreitern und, indem Bindegewebe von unten her einwächst, sich theilen und in die beiden Röhrchen umwandeln, so dass beide von einer gemeinsamen Anlage abstammen.

Zusammenfassung.

1) Die seitlichen Wandungen der primären Vorderhirnblasen stülpen sich zu den Augenblasen aus.

2) Mit dem Theil der primären Vorderhirnblase, der zum Zwischenhirn wird, bleiben die Augenblasen durch den Sehstiel, den späteren Sehnerven, verbunden.

3) Die Augenblase wandelt sich in den Augenbecher um, indem ihre laterale und ihre untere Wand durch die Anlage der Linse und des Glaskörpers eingestülpt werden.

4) An der Stelle, wo die primäre Augenblase mit ihrer Seitenwand an das äussere Keimblatt anstösst, verdickt sich dieses, senkt sich zur Linsengrube ein und schnürt sich zum Linsensäckchen ab.

5) An der hinteren Wand des Linsensäckchens wachsen die Zellen zu Linsenfasern aus, an der vorderen Wand werden sie zum Linsenepithel.

6) Die Linsenanlage wird in der Zeit ihres hauptsächlichen Wachsthums von einer gefässhaltigen Kapsel (Tunica vasculosa lentis), die sich dann ganz rückbildet, eingehüllt.

7) Die Membrana capsulo-pupillaris ist der vordere, hinter der Pupille gelegene Theil der Tunica vasculosa lentis.

8) Die Entwicklung des Glaskörpers veranlasst die untere Augenspalte.

9) Der Augenbecher hat doppelte Wandungen, er besteht aus einem äusseren und einem inneren Epithelblatt, die an der Oeffnung des Bechers, welche die Linse umfasst, und an der unteren Augenspalte in einander übergehen.

10) Zwischen die Linse und das ziemlich dicht anliegende Hornblatt wachsen Mesenchymzellen aus der Umgebung hinein und bilden Hornhaut und Descemet'sche Membran, welche sich durch einen Spaltraum, die vordere Augenkammer, gegen die Tunica vasculosa lentis absetzt.

11) Der Augenbecher sondert sich in einen hinteren Abschnitt, in dessen Bereich sich sein inneres Blatt verdickt und zur Netzhaut wird, und in einen vorderen Abschnitt, der an der Ora serrata beginnt, sich stark verdünnt, sich über die vordere Linsenfläche schiebt und in die Augenkammer hineinwächst, bis sich die ursprünglich weite Becheröffnung auf den Umfang der Pupille verengt hat.

12) Der vordere verdünnte Abschnitt des Bechers zerfällt nochmals in 2 Zonen, indem er sich in der Umgebung des Linsenäquators zu den Ciliarfortsätzen einfaltet, nach vorn davon aber glatt bleibt, so dass jetzt am gesammten Augenbecher drei Theile als Retina, als Pars ciliaris und als Pars iridis retinae zu unterscheiden sind.

13) Den 3 Abschnitten des epithelialen Augenbechers entsprechend nimmt auch die angrenzende bindegewebige Hülle eine etwas verschiedenartige Beschaffenheit an als eigentliche Choroidea, als bindegewebiges Gerüst des Ciliarkörpers und der Iris.

14) In der Umgebung der Hornhaut faltet sich die Haut zum oberen und zum unteren Augenlid und zur Nickhaut ein, welche letztere beim Menschen rudimentär ist und und nur als Plica semilunaris fortbesteht.

15) Die Ränder der beiden Augenlider verwachsen in den letzten Monaten der Entwicklung mit ihren Epithelüberzügen, um sich vor der Geburt wieder zu lösen.

16) Vom inneren Augenwinkel führt bei den Säugethieren die Thränenfurche zwischen Oberkiefer- und äusserem Nasenfortsatz zur primären Mundhöhle.

17) Indem eine Epithelleiste vom Grund der Thränenrinne in die Tiefe dringt, sich abschnürt und aushöhlt, entsteht der Thränencanal zur Ableitung der Thränenflüssigkeit.

18) Dadurch dass am Augenwinkel die Epithelleiste sich theilt, entwickeln sich die beiden Thränenröhrchen.

B) Die Entwicklung des Gehörorgans.

In ähnlicher Weise wie beim Auge treten auch beim Gehörorgan zahlreiche Theile von sehr verschiedener Abkunft zu einem einheitlichen, sehr complicirten Apparat zusammen; von ihnen ist wieder der Theil, an welchem sich der Hörnerv ausbreitet, das häutige Labyrinth mit seinem Hörepithel, der bei weitem wichtigste, wie er denn auch in der Entwicklung allen übrigen Theilen vorauseilt und daher in erster Reihe untersucht werden muss.

a) Die Entwicklung des Hörbläschens zum Labyrinth.

Das häutige Labyrinth ist vorzugsweise ein Product des äusseren Keimblattes. So gross beim Erwachsenen seine Complication ist, welche ihm den Namen Labyrinth eingetragen hat, so einfach verhält sich seine früheste Anlage. Sie entsteht an der Rückenfläche des Embryo in der Gegend des Nachhirns, oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens (Fig. 244 oberhalb der Ziffer 3).

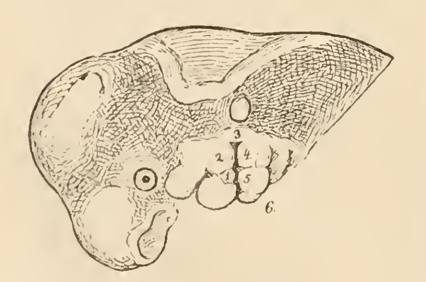


Fig. 244. Kopf eines menschlichen Embryos (7,5 mm Nackenlänge) aus His, Menschliche Embryonen.

Oberhalb der ersten Schlundspalte liegt das Ohrbläschen. In der Umgebung der Schlundspalte sieht man 6 mit Ziffern bezeichnete Höcker, aus denen sich das äussere Ohr entwickelt.

Hier verdickt sich das äussere Keimblatt in einem kreisförmigen Bezirk und senkt sich alsbald zu einem Hörgrübchen ein. Es lässt sich dieser Vorgang bei Hühnerembryonen vom Ende des zweiten Brüt-

tages an und bei fünfzehn Tage alten Kaninchenembryonen auf das Leichteste verfolgen. Zu dem Grunde des Grübchens begiebt sich vom nahe gelegenen Gehirn der Hörnerv, um daselbst mit einer ganglienartigen Anschwellung zu endigen.

Eine Abweichung von dem eben dargestellten Befunde bieten nur die Knochenfische dar. Wie bei ihnen bereits das Centralnervensystem nicht als ein Rohr, sondern als solider Körper, und das Auge nicht als Blase, sondern als Epithelkugel angelegt wurde, so sehen wir bei ihnen auch, dass anstatt eines Hörgrübchens ein solider Epithelzapfen durch Wucherung des äusseren Keimblattes gebildet wird; derselbe empfängt erst später nach seiner Abschnürung ebenso wie das Hirnrohr und die Augenblase eine Höhlung in seinem Inneren.

Das nächste Stadium zeigt das Grübchen zu einem Hörbläschen umgewandelt. Beim Hühnchen geschieht dies im Laufe des dritten Tages. Die aus dem äusseren Keimblatt entstandene Einstülpung wird immer tiefer und nimmt, indem ihre Ränder sich aneinanderlegen, eine birnförmige Gestalt an; hierauf wird der Zusammenhang mit dem äusseren Keimblatt bald vollständig gelöst, wie der Durchschnitt durch den Kopf eines Schafembryo (Fig. 245 *lb*) lehrt.

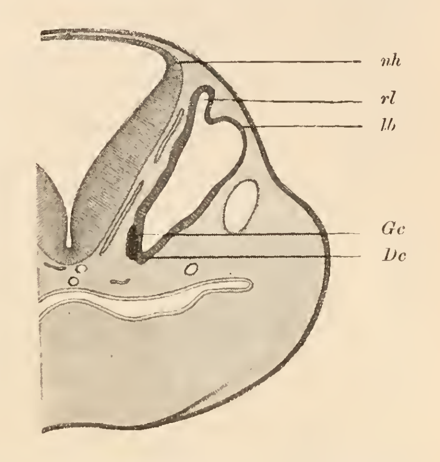


Fig. 245. Senkrechter Durchschnitt durch die Labyrinthblase eines Schafembryos von 1,3 cm Länge. 30fach vergrössert. Nach Böttcher.

nh Wand des Nachhirns; *rl* Recessus labyrinthi; *lb* Labyrinthbläschen; *Gc* Ganglion cochleare, welches einem Theil des Labyrinthbläschens (*Dc*) anliegt, der zum Schneckengang auswächst.

In derselben Weise findet bei fast allen Wirbelthieren eine Abschnürung des Hörbläschens von seinem Mutterboden statt. Eine Ausnahme machen die Selachier: hier erhält sich die Verbindung des zum Labyrinth sich umwandelnden Hörbläschens mit der Körperoberfläche dauernd in Form eines langen dünnen Rohres, welches das knorpelige Primordialcranium durchbohrt und dorsalwärts mit der Epidermis der Körperoberfläche in Verbindung steht, wo es eine offene Ausmündung besitzt.

In seiner ersten Anlage gleicht das Gehörorgan der Wirbelthiere im höchsten Grade den Einrichtungen, welche bei den meisten Wirbellosen als Gehörorgane gedeutet werden. Es sind dies unter der Haut gelegene, mit Endolymphe gefüllte Bläschen, welche ihre Entwicklung ebenfalls von der Epidermis nehmen. Entweder schnüren sie sich von dieser vollständig ab, oder sie bleiben mit ihr, auch wenn sie von Bindegewebe rings umschlossen werden, durch einen langen, flimmernden, epithelialen Canal in Verbindung, wie bei den Cephalopoden. In beiden Fällen sind die Bläschen im Innern von Epithel ausgekleidet, welches aus zwei verschiedenen Arten von Zellen besteht: erstens aus niedrigen, platten Elementen, die gewöhnlich flimmern und dadurch die Flüssigkeit im

Innern des Bläschens in Bewegung setzen, und zweitens aus längeren, cylindrischen oder fadenförmigen Hörzellen mit steifen Haaren, die in die Endolymphe hineinragen. Die Hörzellen sind entweder an der Innenwand des Bläschens einzeln oder gruppenweise vertheilt, oder sie sind an einer bestimmten Stelle zu einem Hörepithel, dem Hörfleck (Macula acustica) oder der Hörleiste (Crista acustica), vereinigt. Dieselbe kann einfach oder doppelt sein. Zu allen Hörbläschen der Wirbellosen tritt ferner ein Nerv heran, welcher an den Sinneszellen mit feinen Fäserchen endet. Endlich findet sich noch als eine characteristische Bildung ein fester, crystallinischer Körper vor, der Hörstein oder Otolith, der mitten in der Endolymphe schwebt und durch die Bewegung der Flimmerhaare gewöhnlich in eine vibrirende Bewegung versetzt wird. Er besteht aus Crystallen von phosphor- oder kohlensaurem Kalk.

Bald findet sich nur ein einziger grösserer, gewöhnlich concentrisch geschichteter, kugeliger Körper oder eine grössere Anzahl von kleinen Kalkcrystallen, die durch eine weiche, breiige Substanz zusammengehalten werden.

Die Entstehung der Hörsteine im Innern der Bläschen ist schwer zu verfolgen. In einem Falle, den Fol beobachten konnte, entwickelten sie sich aus einer Epithelzelle der Bläschenwand. Dieselbe scheidet kleine Kalkconcremente in ihrem Protoplasma ab, vergrössert sich in Folge dessen und springt als Höcker in die Hörflüssigkeit vor. Wenn sie sich noch reicher mit Kalksalzen beladen hat, hängt sie nur noch durch einen Stiel mit der Wand zusammen, löst sich schliesslich von ihr ganz ab und fällt in den Bläschenraum, in welchem sie schwebend und in rotirender Bewegung durch die Flimmerzellen erhalten wird.

Bei den Wirbelthieren wandelt sich das Hörbläschen, das in der ersten Anlage, wie wir gesehen haben, mit dem Gehörorgan der Wirbellosen übereinstimmt, in ein sehr complicirtes Gebilde, das häutige Labyrinth, um, dessen Entstehung ich für die Säugethiere näher beschreiben werde. Es erleidet Metamorphosen, bei denen Faltenbildungen und Abschnürungen die Hauptrolle spielen.

Das von der Epidermis abgelöste Säckchen, welches zur Seite des Nachhirnes liegt, zeigt gleich eine nach oben gerichtete, kleine Hervorragung, den Labyrinthanhang (Fig. 245 *rl*) (Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus). Wahrscheinlich haben wir es in ihm mit dem Rest jenes ursprünglichen Stieles zu thun, durch welchen das Hörbläschen mit dem Hornblatt verbunden war. Nach anderen Forschern dagegen soll dieser Stiel ganz schwinden und die Ausstülpung neu entstanden sein. Für die erstere Annahme spricht vor Allem der oben erwähnte Befund bei den Selachiern, das Vorkommen eines langen Rohres, welches Labyrinth und Epidermis in dauernder Verbindung erhält. Später wächst der Labyrinthanhang (Fig. 246, 247, 248 *rl*) dorsalwärts zu bedeutenderer Länge heran, wobei sich seine Wände dicht aufeinanderlegen, mit Ausnahme des blinden Endes, das sich zu einer kleinen Blase (Fig. 248 *rl**) erweitert.

Währenddem beginnt sich das Hörbläschen selbst (Fig. 245 u. 246) immer mehr zu strecken und sich nach abwärts in einen kegelförmigen Fortsatz (*D.c*), die erste Anlage des Schneckenganges (Ductus cochlearis), zu verlängern. Derselbe ist nach dem Gehirn (*nh*) zu ein wenig eingekrümmt und liegt mit seiner concaven Seite der schon oben erwähnten gangliösen Anschwellung (*g.c*) des Hörnerven (*hn*) dicht an.

Zur besseren Uebersicht der folgenden Darstellung wird es dienen,

wenn wir jetzt eine obere und eine untere Abtheilung am Labyrinth unterscheiden. Zwar sind dieselben noch nicht deutlich von einander abgegrenzt, werden aber auf späteren Stadien durch eine nach innen vorspringende Falte (Fig. 246, 247, 248 *f*) immer schärfer gesondert.

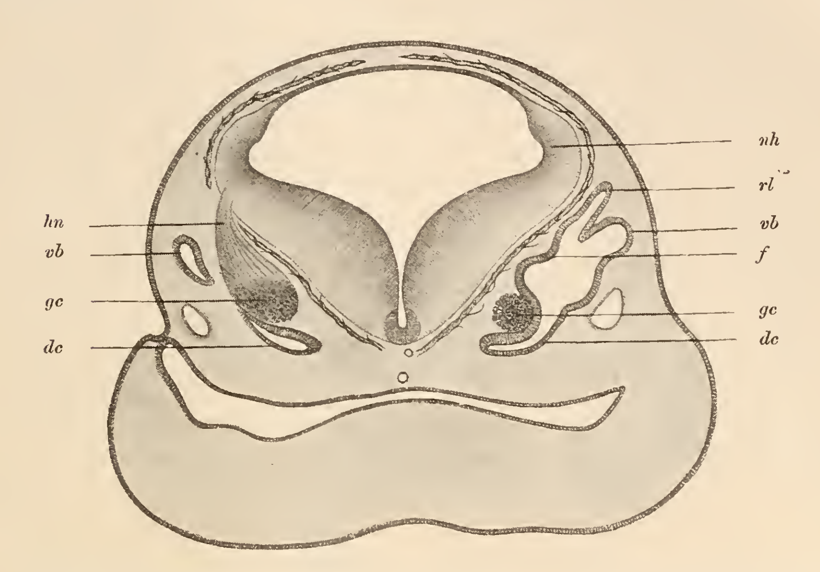


Fig. 246. Querschnitt durch den Kopf eines 2,6 cm langen Schafembryos in der Gegend der Labyrinthblase. Auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nach vorn fallender. Nach BÖTTCHER.

hn Hörnerv; *vb* verticaler Bogengang; *gc* Ganglion cochleare (spirale); *dc* Ductus cochlearis; *f* einspringende Falte, wodurch die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird; *rl* Recessus labyrinthi; *nh* Nachhirn.

Die obere Abtheilung (pars superior) liefert den Utriculus mit den halbzirkelförmigen Canälen. Von diesen entstehen am frühesten die beiden senkrecht gestellten, während der horizontal liegende eine etwas

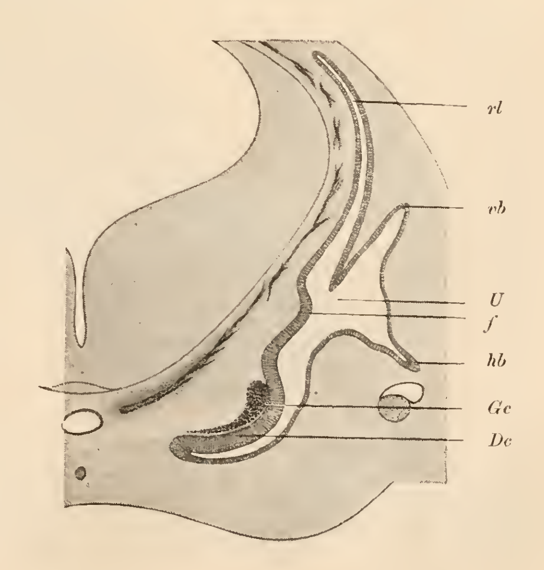


Fig. 247. Querschnitt durch eine Kopfhälfte eines Schaffötus von 2 cm Länge in der Gegend des Labyrinths. 30fach vergrössert. Nach BOETTCHER.

rl Recessus labyrinthi; *vb*, *hb* verticaler, horizontaler Bogengang; *U* Utriculus; *f* einspringende Falte, durch welche die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird; *Dc* Ductus cochlearis; *Gc* Ganglion cochleare.

spätere Bildung ist. Sie entwickeln sich, wie schon von dem Zoologen RATHKE bei der Natter ermittelt worden ist, dadurch, dass von der Blasenwand (Fig. 246 u. 247 *vb* u. *hb*) Ausstülpungen hervorgetrieben werden, die einen halbkreisförmigen Umriss besitzen und sich der Hälfte einer Scheibe vergleichen lassen. An jeder derartigen Ausstülpung weitet sich nun der Randtheil in bedeutenderem Maasse aus, während im übrigen Bezirke die beiden Epithelblätter sich fest aufeinanderlegen und zu verkleben beginnen. In Folge dieses einfachen Vorganges, der am Rande stattfindenden Ausweitung und der in der Mitte vor sich gehenden Verklebung der Wandungen, erhält man einen halbzirkelförmigen Canal, der an zwei Stellen mit dem ursprünglichen Hohlraum des Bläschens communicirt und sich an einer der Mündungen später zur sogenannten Ampulle ausweitet (Fig. 249 u. 252). Später verschwindet der mittlere Theil, in welchem die Verklebung stattgefunden hat, indem das Epithelhäutchen durch Wucherung des Bindegewebes durchbrochen wird.

Was von der oberen Abtheilung des Hörbläschens übrig bleibt, nachdem aus seiner Wandung die drei halbzirkelförmigen Canäle hervorgewuchert sind, nennen wir den Utriculus (Fig. 247—249 *U*).

Währenddem gehen nicht minder bedeutungsvolle und eingreifende Veränderungen auch an dem unteren Theile der Labyrinthblase vor sich und führen zur Entstehung des Sacculus und der Schnecke.

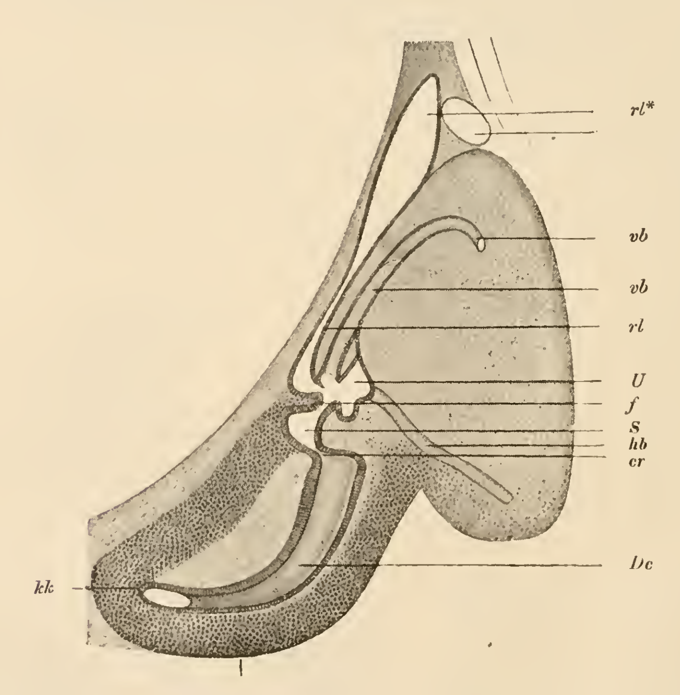


Fig. 248. Nach 2 Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,8 cm langen Schafembryos. Nach BÖTTCHER.

rl Recessus labyrinthi; *rl** ampullenartige Erweiterung desselben; *vb*, *hb* verticaler, horizontaler Bogengang; *U* Utriculus; *S* Sacculus; *f* Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird; *cr* Canalis reuniens; *dc* Ductus cochlearis; *kk* Knorpelkapsel der Schnecke.

Die untere Abtheilung (Fig. 248 *S*) grenzt sich durch eine immer tiefer werdende Einschnürung (*f*) gegen den Utriculus (*U*) ab und bleibt schliesslich mit ihm nur noch durch ein sehr enges Röhrchen (Canalis utriculo-saccularis) in Verbindung (Fig. 249 *R* und 252 *2*). Da die Einschnürung gerade die Stelle des Labyrinth-Bläschens trifft, von welcher der Labyrinthanhang entspringt, so kommt später die Einmündung des letzteren in den Bereich des Canalis utriculo-saccularis, etwa in seine Mitte, zu liegen (Fig. 249 *R* und 252 2). Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Labyrinthanhang an seinem Anfange sich in zwei feine Röhrchen spaltet, von denen das eine in den Sacculus, das andere in den Utriculus führt.

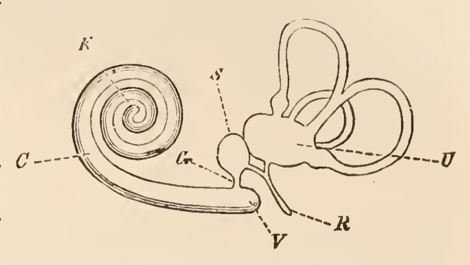


Fig. 249. Schema zur Erläuterung des ausgebildeten häutigen Labyrinthes.

U Utriculus; *S* Sacculus; *Cr* Canalis reuniens; *R* Recessus labyrinthi, Labyrinthanhang; *C* Schnecke; *K* Kuppelblindsack; *V* Vorhofsblindsack des Schneckencanals.

Durch eine zweite tiefe Einschnürung (Fig. 248, 249, 252) sondert sich der Sacculus (*S*) von dem noch in Entwicklung begriffenen Schneckengang (*D.c*); und auch hier erhält sich bloss noch ein Zusammenhang durch ein ganz ausserordentlich dünnes Verbindungscanälchen (*cr*), das Hensen entdeckt und als Canalis reuniens beschrieben hat. Der Schneckengang selbst wächst bedeutend in die Länge und beginnt sich dabei in dem weichen, einhüllenden, embryonalen Bindegewebe in Spiraltouren aufzurollen, und zwar so, dass er beim Menschen zwei und eine halbe Windung beschreibt. (Fig. 249 *C* u. 252 *Con.*) Indem die erste die grösste ist, und die nächsten immer enger werden, gewinnt er eine grosse Aehnlichkeit mit dem Gang eines Schneckengehäuses.

Mit den äusseren Formveränderungen des Bläschens gehen auch Veränderungen in der Beschaffenheit seines Epithels einher. Dasselbe sondert sich in die indifferenten, nur als Ueberzug dienenden Epithelzellen und in die eigentlichen Hörzellen. Die ersteren platten sich ab, werden cubisch oder schüppchenartig und überziehen den grössten Theil der Oberfläche der halbzirkelförmigen Canäle, des Sacculus, des Utriculus, des Labyrinthanhangs und der Schnecke. Die Hörzellen dagegen verlängern sich, werden cylindrisch und spindelförmig und erhalten auf der freien Oberfläche Haare, die in die Endolymphe hineinragen. Dadurch, dass das Bläschen sich in die verschiedenen Abtheilungen sondert, wird auch das Hörepithel in ebenso viele einzelne Flecke zerlegt, zu denen sich dann der Hörnerv begiebt. Das Hörepithel zerfällt mithin in je eine Macula acustica in Sacculus und Utriculus, in je eine Crista acustica in den Ampullen der drei halbzirkelförmigen Canäle, und in eine besonders complicirt gestaltete Endigung im Schneckengang. Hier wächst das Hörepithel zu einem langen spiralen Bande aus, das unter dem Namen des Corti'schen Organes bekannt ist.

Der ursprünglich einfache Hörnerv, der zum Bläschen herangetreten war, wird mit der Sonderung des Hörepithels in Maculae, Cristae und Corti'sches Organ zu einzelnen Zweigen aufgelöst. Wir unterscheiden am Hörnerven den N. vestibuli, der wieder in verschiedenen Zweigen zu den Maculae und Cristae tritt, und den N. cochleae. Letzterer ist an

seinem Ende mit einem Ganglion ausgestattet (Fig. 246, 247, 248 *G.c*). Dasselbe wächst mit der Verlängerung des Schneckenganges ebenfalls zu einem dünnen Bande aus, welches bis zum blinden Ende des Ganges reicht und unter dem Namen des Ganglion spirale bekannt ist.

b) Entwicklung der häutigen Ohrkapsel zum knöchernen Labyrinth und den perilymphatischen Räumen.

Alle Veränderungen, von denen bis jetzt gesprochen wurde, sind einzig und allein von dem Epithelbläschen ausgegangen, welches sich vom äusseren Keimblatt abgeschnürt hat. Es wird jetzt meine Aufgabe sein, das Augenmerk auf eine Reihe von Vorgängen zu lenken, die sich in der Umgebung der epithelialen Hohlräume in dem Mesenchym, in welches sie sich eingelagert haben, abspielen. Die Vorgänge führen zur Entstehung des knöchernen Labyrinthes, der perilymphatischen Räume und weicher bindegewebiger Lagen, die sich den bisher betrachteten rein epithelialen Bildungen innig verbinden und mit ihnen als häutiges Labyrinth in der descriptiven Anatomie zusammengefasst werden. Es findet hier Aehnliches statt, wie bei der Entwicklung des Nervenrohrs und des Auges, bei denen sich auch im Anschluss an die epithelialen Theile die bindegewebige Umgebung in besonderer Weise umgestaltet. Hier wie dort kommen vergleichbare Bildungen zu Stande, wie schon von verschiedenen Seiten, von KÖLLIKER, SCHWALBE und Anderen betont worden ist.

Die Vergleichung lässt sich bis in Einzelheiten durchführen. Wie das Nervenrohr und der epitheliale Augenbecher, so werden auch die vom primitiven Hörbläschen herrührenden Abschnitte zunächst von einer weichen, blutgefässführenden Bindegewebsschicht umhüllt. Der Pia mater des Gehirns entspricht die Gefässhaut des Auges und die weiche Ohrkapsel oder die bindegewebige Wand des häutigen Labyrinths. Um alle drei Organe hat sich dann eine feste Hülle nach aussen zum Schutze entwickelt; am Gehirn die Dura mater mit der Schädelkapsel, am Auge die Faserhaut (Sclera), am Gehör das knöcherne Labyrinth mit seinem Periost. Dazu gesellt sich noch eine dritte beachtenswerthe Uebereinstimmung. In allen drei Fällen sind die weichen und festen Umhüllungen durch mehr oder minder weite Spalträume getrennt, welche zum Lymphsystem hinzuzurechnen sind. Am Nervenrohr begegnen wir dem Subdural- und Subarachnoidealraum, am Auge dem Perichoroidealspalt, am Gehörorgan den perilymphatischen Räumen, die an der Schnecke den besonderen Namen der Treppen (Scalae) (Fig. 251 *ST* u. *SV*) erhalten haben.

Im Einzelnen vollzieht sich die Bildung der Hüllen um das epitheliale Gehörbläschen in folgender Weise:

Bald nach seiner Abschnürung vom Hornblatt ist das Hörbläschen ringsum in zellenreiches Mesenchym eingehüllt, dessen einzelne Zellen in einer äusserst geringen, weichen und homogenen Zwischensubstanz liegen und einen grossen Kern und eine spärliche Protoplasmahülle mit kurzen Ausläufern besitzen. Allmählich sondert sich die Umhüllung in zwei Lagen (Fig. 248 u. 250). In der Umgebung der epithelialen Canäle nimmt die weiche Zwischensubstanz zwischen den Zellen zu, die theils sternförmig, theils spindelig werden und im ersten Fall längere Ausläufer nach verschiedenen Richtungen entsenden. Es entsteht hier die

als Schleim- oder Gallertgewebe (Fig. 250 u. 251 *g*) bekannte Modification der Bindesubstanz, in der auch einzelne Blutgefässe ihren Weg nehmen. Nach aussen davon bleiben die Zellen kleiner und dichter zusammengedrängt und sind nur durch dünne Scheidewände einer festeren Zwischensubstanz von einander getrennt. Indem diese zunimmt, gewinnt das Gewebe bald den Character des embryonalen Knorpels (*Kk*).

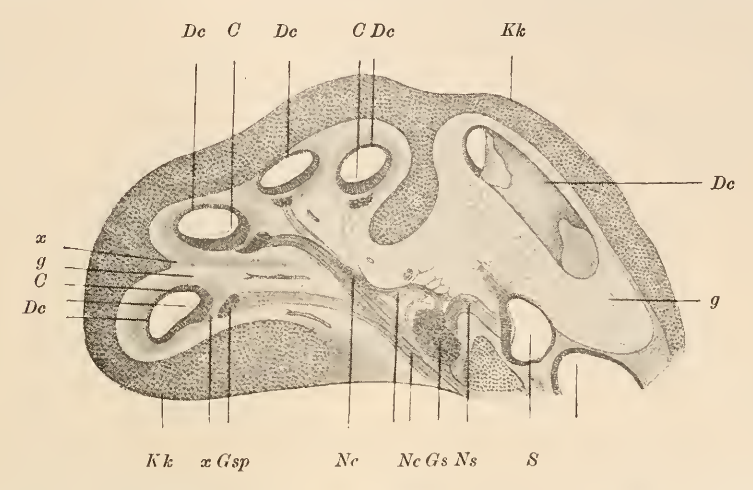


Fig. 250. Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 cm langen Schafembryos. 30fach vergrössert. Nach Böttcher.

Kk Knorpelkapsel der Schnecke; *S* Sacculus mit dem hinzutretenden Nerven (*Ns*); *Gs* das mit dem Schneckennerven (*Nc*) in Verbindung stehende Ganglion, aus welchem Nervenfasern *Ns* für den Sacculus entspringen; *Gsp* Ganglion spirale; *Dc* Ductus cochlearis; *C* Corti'sches Organ desselben; *g* Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis; *x* dichtere Bindegewebsschichten.

Die weiteren Veränderungen sind für die Bogengänge, den Utriculus und Sacculus und den Schneckencanal gesondert zu verfolgen. Die drei halbzirkelförmigen Canäle liegen nicht genau in der Mitte der von Gallertgewebe ausgefüllten Hohlräume des embryonalen Knorpels, sondern so, dass sie mit ihrem convexen Rande an den Knorpel fast unmittelbar anstossen, an der concaven Seite dagegen von ihm durch eine dickere Schicht von Gallertgewebe getrennt werden. Dieses sondert sich in drei Schichten: in eine mittlere Lage, in welcher die gallertige Zwischensubstanz erheblich zunimmt und dabei von zerfliessender Weichheit wird, und in zwei dünne Grenzlagen, die sich in fibrilläres Bindegewebe umwandeln. Von diesen verbindet sich die eine innig mit dem Epithelrohr, zu dessen Ernährung sie dient, indem sich in ihr ein dichtes Blutgefässnetz ausbreitet, die andere liegt der Innenfläche der knorpeligen Umhüllung an, zu deren Perichondrium sie wird.

Das Gallertgewebe der mittleren Lage ist nur von kurzem Bestand. Bald zeigt es Merkmale einer beginnenden Rückbildung. Die sternförmigen Zellen werden mit Fettkörnchen in der Umgebung ihrer Kerne und in ihren langen Ausläufern erfüllt; später zerfallen sie. In der gallertigen Grundsubstanz bilden sich durch eine immer mehr zunehmende Erweichung kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Räume; dieselben vergrössern sich und verschmelzen darauf unter einander, bis schliesslich

zwischen der bindegewebigen Hülle des halbzirkelförmigen Canals und dem Perichondrium ein grosser, mit Perilymphe erfüllter Raum, der in dem Schema 252 schwarz bezeichnet ist, an Stelle des Gallertgewebes entstanden ist. Hier und da gehen bindegewebige Stränge von einer Bindegewebsschicht zur anderen, und dienen den Nerven und Blutgefässen, welche sich zum halbzirkelförmigen Canal begeben, zur Brücke.

Eine letzte Veränderung tritt endlich noch an der knorpeligen Umhüllung ein, indem sie durch endochondrale Verknöcherung in Knochensubstanz übergeführt wird. Somit sind nun die häutigen in die knöchernen halbzirkelförmigen Canäle (Fig. 252 *a* u. *b* *KL*) eingeschlossen, welche das vergrösserte Abbild der ersteren sind.

Entsprechende Veränderungen (Fig. 252) vollziehen sich in der Umgebung von Utriculus und Sacculus (*S*) und führen 1) zur Entstehung eines perilymphatischen Hohlraumes (*Cp*), der mit den perilymphatischen Hohlräumen der halbzirkelförmigen Canäle in Verbindung steht, und 2) zur Entstehung einer knöchernen Umhüllung (*KL'*), des Vorraums oder des Vestibulum, welches den mittleren Abschnitt des knöchernen Labyrinthes darstellt.

In complicirterer Weise verändert sich die Umhüllung des epithelialen Schneckengangs, welche zur knöchernen Schnecke mit ihren Treppen wird. Dieselbe ist zur Zeit, wo der Gang (Fig. 248 *Dc*) nur eine halbe Spiralwindung beschreibt, schon in eine innere, weiche und in eine äussere, festere Schicht, die zum Knorpel (*Kk*) wird, gesondert. Die Knorpelkapsel (Fig. 250 *Kk*), die mit der knorpeligen Masse der übrigen Theile des Labyrinths zusammenhängt und mit ihnen einen Theil der Anlage des Felsenbeins ausmacht, schliesst später eine linsenförmige Höhle ein und besitzt nach unten eine weite Oeffnung, durch welche der Schneckennerv (*Nc*) eintritt. Eine Aehnlichkeit mit einem Schneckengehäuse ist noch nicht zu erkennen. Dieselbe tritt erst allmählich ein und wird durch zwei Momente hervorgerufen, durch Auswachsen des epithelialen Ganges und durch Sonderung des ihn umhüllenden weichen Gewebes in flüssige und in fester werdende Theile.

Beim Auswachsen beschreibt der epitheliale Schneckengang in seiner Kapsel die schon früher beschriebenen, in Figur 251 auf dem Querschnitt getroffenen Spiralwindungen (*Dc*), wobei er immer der Innenfläche der Kapsel (*Kk*) ziemlich dicht angeschmiegt bleibt. In der Mitte seiner Windungen, mithin in der Axe der Kapsel, steigt der Schneckennerv (*Nc*) von der Eintrittsöffnung aus gerade in die Höhe, giebt zahlreiche seitliche Aeste ab zur concaven Seite des Schneckengangs (*Dc*), wo sie zum Ganglion (*Gsp*) anschwellen, welches jetzt gleichfalls zu einem spiralen Bande mit ausgewachsen ist. Dem Verlauf der Nerven haben sich auch die ernährenden Blutgefässe angeschlossen.

Wenn die Entwicklung so weit fortgeschritten ist, bedarf es nur noch einer histologischen Sonderung im weichen Mesenchym, welches die Knorpelkapsel ausfüllt, um die noch fehlenden Theile des ausgebildeten Schneckengehäuses, die Schneckenaxe (Modiolus), die Lamina spiralis ossea, den knöchernen Schneckengang, die Vorhofs- und die Paukentreppe, zum Vorschein zu bringen (Fig. 251). Wie in der Umgebung der halbzirkelförmigen Canäle, des Utriculus und des Sacculus, sondert sich das Mesenchym in festere, faserig werdende Bindesubstanz und in ein immer weicher werdendes Gallertgewebe (*g*). Faserige

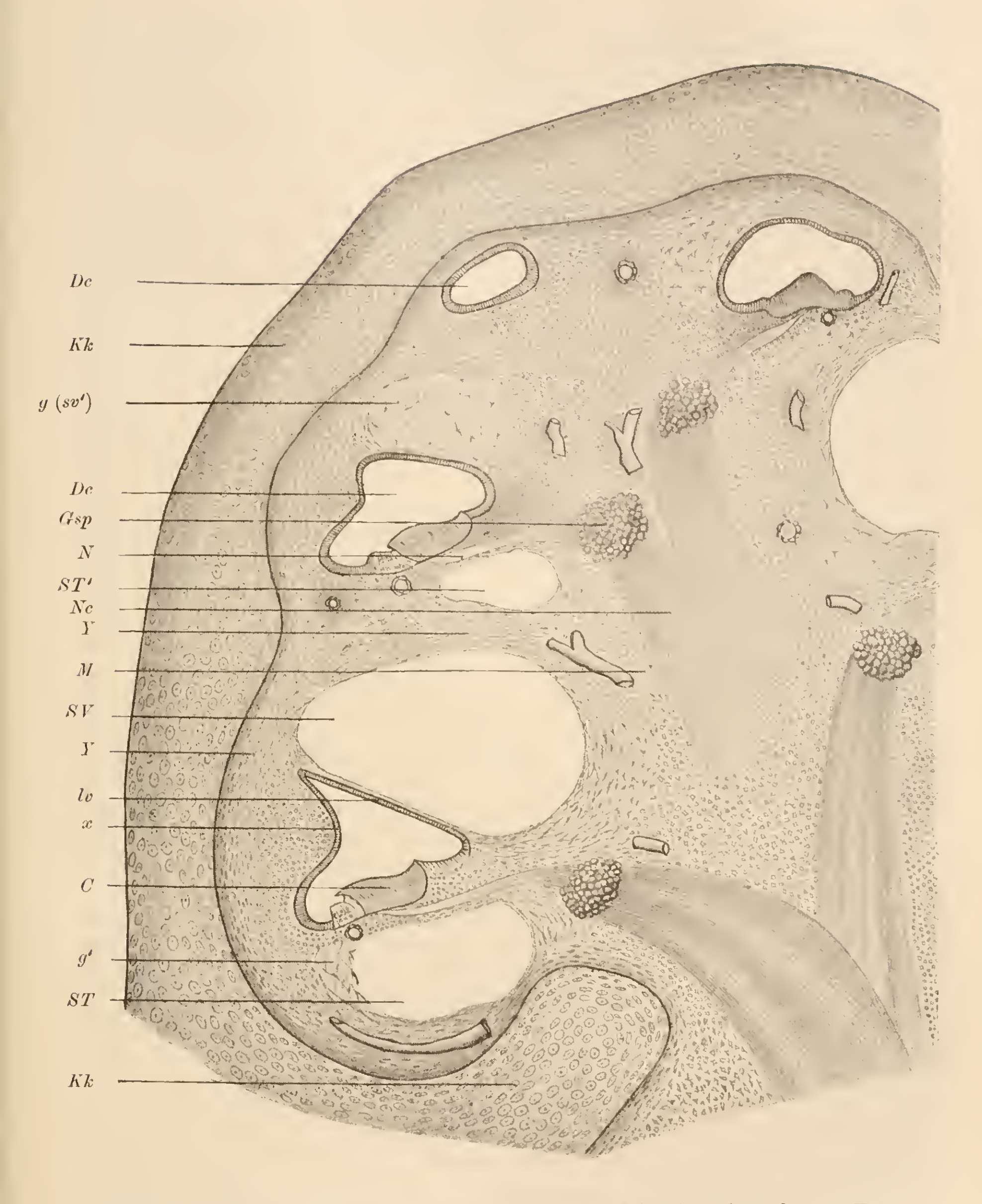


Fig. 251. Theil eines Durchschnitts durch die Schnecke eines 9 cm langen Katzenembryos. Nach BÖTTCHER.

Kk Knorpelkapsel, in welcher der Schneckengang sich in Spiraltouren aufgewunden hat; *Dc* Ductus cochlearis; *C* CORTI'sches Organ; *lv* Lamina vestibularis; *x* äussere Wand des häutigen Schneckenganges mit Ligamentum spirale; *SV* Scala vestibuli, Vorhofstreppe; *ST*, *ST'* Scala tympani, Paukentreppe; *g* Gallertgewebe, welches noch in den letzten Windungen die Scala vestibuli (*sv'*) ausfüllt; *g'* Rest des noch nicht verflüssigten Gallertgewebes; *M* festeres Bindegewebe in der Umgebung des Schneckennerven (*Nc*); *Gsp* Ganglion spirale; *N* zum CORTI'schen Organ in der späteren Lamina spiralis ossea herantretender Nerv; *Y* dichtere Bindegewebsschicht, die verknöchert und den knöchernen Schneckengang begrenzen hilft.

Bindesubstanz entwickelt sich erstens in der Umgebung der in die Knorpelkapsel eintretenden Nerven- (*Nc*) und Blutgefässstämme und liefert die Grundlage der späteren knöchernen Schneckenaxe (*M*); zweitens liefert sie eine Umhüllung der von der Axe zum epithelialen Schneckengang hinziehenden Nervenfasern (*N*), Ganglienzellen (*Gsp*) und Blutgefässe und stellt eine Bindegewebsplatte dar, die später zur Lamina spiralis ossea verknöchert. Drittens überzieht sie in dünner Schicht den epithelialen Schneckengang, an welchem sie zur Ausbreitung der Blutgefässe dient, und wird mit ihm als häutiger Schneckengang zusammengefasst. Viertens kleidet sie die Innenfläche der Knorpelkapsel als Perichondrium (*Y*) aus. Fünftens endlich bildet sich eine Bindegewebsplatte (*Y*) zwischen der spiralen Knorpelleiste, die, wie oben beschrieben, von der Kapsel nach innen vorspringt, und der bindegewebigen Schneckenaxe (*M*). Sie spannt sich zwischen den einzelnen Windungen des häutigen Schneckenganges aus, so dass der letztere nunmehr in einen weiteren Canal, dessen Wandung theils knorpelig, theils häutig ist, zu liegen kommt. Der Canal ist die Grundlage des knöchernen Schneckengangs.

Der nicht in fibrilläres Bindegewebe umgewandelte Rest des Mesenchyms wird Gallertgewebe (*g* u. *g'*). Dasselbe bildet zwischen den eben aufgeführten Theilen zwei spirale Streifen, von denen der eine oberhalb des häutigen Schneckengangs und der häutigen Lamina spiralis, der andere unterhalb von ihnen gelegen ist. Die Streifen nehmen daher die Stelle der Vorhofstreppe (*SV*) und der Paukentreppe (*ST*) ein. Diese entstehen, noch ehe der Verknöcherungsprocess beginnt, genau in derselben Weise, wie die perilymphatischen Räume an den halbzirkelförmigen Canälen und im Vestibulum. Im Gallertgewebe wird die Grundsubstanz weicher und flüssiger, die Zellen beginnen unter Bildung von Fettkörnchen zu zerfallen. Es werden kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume sichtbar; diese verbinden sich unter einander; schliesslich ist der ganze von Gallertgewebe eingenommene Raum von Perilymphe erfüllt. Der Erweichungsprocess beginnt an der Basis der Schnecke im Gebiet der ersten Windung (*ST* u. *SV*) und schreitet nach der Kuppel langsam fort. Hier treten zuletzt Vorhofs- und Paukentreppe in Verbindung, nachdem der letzte Rest des Gallertgewebes aufgelöst ist. Die Figur 251 zeigt uns ein Stadium, in welchem an der Schneckenbasis die perilymphatischen Räume (*SV* u. *ST*) angelegt und nur noch geringe Reste Gallertgewebe (*g'*) vorhanden sind, während an der Schneckenspitze der Verflüssigungsprocess des Gallertgewebes (*g*) noch nicht erfolgt ist.

Mit der Entwicklung der Treppen verändert auch der häutige Schneckengang seine Form. Während früher der Querschnitt oval aussah, nimmt er jetzt die Gestalt eine Dreiecks an (*Dc*). Denn es flachen sich die Wandstrecken, welche an die Vorhofs- und die Paukentreppe angrenzen und nach ihnen benannt werden, ab und spannen sich zwischen dem freien Rand der Lamina spiralis und der Innenfläche der Knorpelkapsel glatt aus. Hierbei kommt die tympanale Wand (*C*) mit der Lamina spiralis in eine Ebene zu liegen, die vestibulare Wand (*lv*) bildet einen spitzen Winkel mit ihr und die dritte (*x*) liegt dem Perichondrium der Knorpelkapsel überall dicht an.

Den drei Wandstrecken entsprechend nimmt die epitheliale Auskleidung des häutigen Schneckengang seine sehr verschiedene Beschaffenheit an. Während die Epithelzellen an der vestibularen und äusseren

Wand theils cubisch, theils ganz abgeplattet werden, verlängern sie sich auf der Membrana tympani, hängen hier mit den Endfäserchen des Schneckennerven zusammen und erzeugen das complicirter gebaute CORTI'sche Organ (*C*), welches, wie die Hörleisten und Hörflecke der Ampullen, des Sacculus und des Utriculus, die letzten Endigungen des Hörnerven in sich birgt.

Seiner Vollendung wird der verwickelte Aufbau der Schnecke schliesslich mit Eintritt des Verknöcherungsprocesses entgegengeführt. Dieser vollzieht sich in einer zweifachen Weise. Einmal verknöchert die Knorpelkapsel auf endochondralem Wege, wie das ganze knorpelige Felsenbein, von dem sie einen kleinen Theil ausmacht. Das so entstehende Knochengewebe ist längere Zeit spongiös und mit grösseren Markräumen versehen. Zweitens verknöchern auf directem Wege die oben aufgeführten faserigen Bindegewebslagen, die Scheidewände der Schneckencanäle, die bindegewebige Axe oder der Modiolus und die Lamina spiralis. Gleichzeitig lagern sich compacte Knochenlamellen von innen her auf das spongiöse, aus der Knorpelkapsel entstandene Gewebe ab, sie sind, wie BÖTTCHER gezeigt hat, vom ursprünglichen Perichondrium, das zum Periost wird, entstanden. In Folge dessen lässt sich auch die knöcherne Schneckenkapsel, da sie als periostale Abscheidung entstanden ist, in jüngeren Lebensjahren leicht aus dem lockeren Knochengewebe endochondralen Ursprungs herausschälen.

c) Entwicklung der Hülfsapparate des Gehörorgans. (Mittleres und äusseres Ohr.)

Zu dem häutigen und dem knöchernen Labyrinth, welche man auch als inneres Ohr zusammenfasst, gesellen sich einige Hülfsapparate, in derselben Weise, wie zum Augapfel die Augenmuskeln, die Lider, Thränendrüse und Thränenwege hinzutreten. Es sind Bildungen, die den niederen Wirbelthieren (Fischen) fehlen und sich erst von den Amphibien an in einer immer vollkommener werdenden Weise zu entwickeln beginnen. Sie haben die Aufgabe, die Ueberleitung der Schallwellen zum Labyrinth zu vermitteln, und werden daher als schallzuleitender Apparat zusammengefasst. Ihrer Lage nach werden sie auch als mittleres und als äusseres Ohr bezeichnet. Ersteres besteht bei den Säugethieren, wo es seine höchste Vollendung erreicht (Schema 252), aus der Paukenhöhle (*Ct*), der Eustachischen Röhre (*Tb*) und den drei Gehörknöchelchen (*SAp*), letzteres aus dem Trommelfell (*Mt*), dem äusseren Gehörgang (*Mae*) und der Ohrmuschel (*M*). Wenn ich sagte, diese Theile fehlen den niederen Wirbelthieren, so ist dies nur cum grano salis zu verstehen; sie fehlen nur als schallzuleitende Apparate, sind dagegen als andersartig functionirende Gebilde und in einfacherem Zustande auch bei ihnen schon vorhanden. Denn es entwickeln sich die verschiedenen Hülfsapparate des Gehörs aus der ersten Schlundspalte und einigen in ihrer Umgebung gelagerten Theilen.

Es wird auch hier gut sein, uns mit dem ursprünglichen Zustand, der zum Ausgang gedient hat, bekannt zu machen, wozu die Elasmobranchier als Beispiel dienen mögen.

Bei ihnen bildet sich die erste Schlundspalte, die zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen, und zwischen Trigeminus und Acustico-facialis

gelegen ist, zum grössten Theil zurück, sie schliesst sich zur Seite des Schlundes und bleibt nur am Ursprung der beiden Schlundbogen offen. Sie stellt dann einen kurzen Canal dar, der innen und aussen eine kleine rundliche Oeffnung besitzt und an der Labyrinthregion des Schädels, in welche das Gehörorgan eingebettet ist, ganz dicht vorbeizieht. Mit der Athmung hat der Canal, das sogenannte Spritzloch, nichts mehr zu schaffen, da sich die Kiemenblättchen an seiner Wandung zurückbilden. Durch seine Lage in unmittelbarer Nähe des Labyrinths erscheint er schon bei den Selachiern als der beste Weg für die Fortleitung der Schallwellen zum inneren Ohr, und ist hierin eine Hauptbedingung gegeben, dass er bei den übrigen Wirbelthieren ganz in den Dienst des Gehörorgans tritt und sich für diese bestimmte Function in einer zweckmässigeren Weise fortbildet.

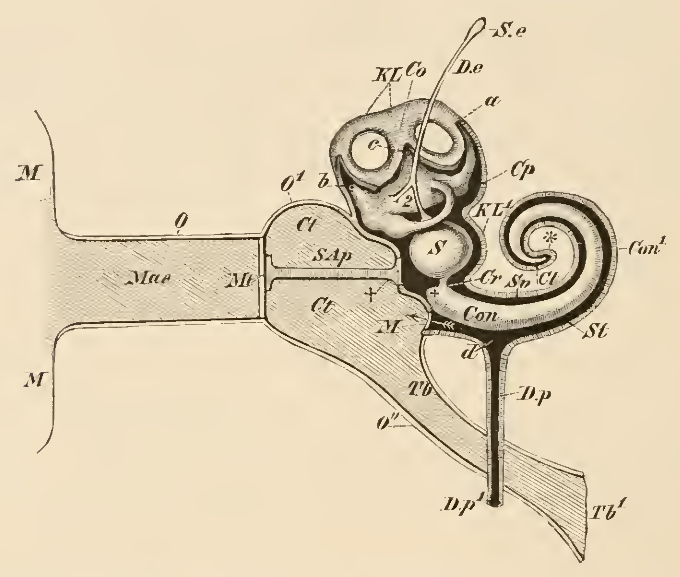


Fig. 252. Schematische Darstellung des gesammten Gehörorgans vom Menschen Aus WIEDERSHEIM.

Aeusseres Ohr: *MM* Ohrmuschel; *Mae* Meatus auditorius externus; *O* Wand desselben; *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani; *O*¹ Wand desselben; *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist; die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst; *Tb* Tuba Eustachii; *Tb*¹ ihre Einmündung in den Rachen; *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*); *S* Sacculus; *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths; *Se*, *De* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet; *Cp* Cavum perilymphaticum; *Cr* Canalis reuniens; *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofsblindsack erzeugt; *Con*¹ knöcherne Schnecke; *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen; *Dp* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei *Dp*¹ ausmündet; der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Dem Spritzloch der Selachier entsprechen bei den höheren Thieren (Fig. 252) die Paukenhöhle (*Ct*), die Eustachi'sche Röhre (*Tb*) und der äussere Gehörgang (*Mae*). Sie entwickeln sich gleichfalls aus dem

oberen Theil der ersten Schlundspalte. Wenn von ihnen einige Forscher, wie URBANTSCHITSCH, neuerdings behauptet haben, dass sie mit der ersten Schlundspalte nichts zu schaffen hätten, sondern selbständig durch Ausstülpungen der Rachenhöhle angelegt würden, so stehen dieser Ansicht nicht nur vergleichend-anatomische Erwägungen, sondern auch die Angaben von KÖLLIKER, MOLDENHAUER und HOFFMANN entgegen, welche sich auf die Entwicklung der Reptilien, Vögel und Säugethiere beziehen.

In den genannten Wirbelthierclassen schliesst sich die erste Schlundspalte, abweichend von den Selachiern, auch in ihrem oberen Theil.

Siehe die in einem früheren Capitel bereits besprochenen Angaben über die strittige Frage, ob die Schlundspalten durch eine epitheliale Membran verschlossen bleiben oder vorübergehend offen sind. (Seite 224.)

Der Verschluss wird noch dadurch ein festerer und vollkommnerer, dass auch eine Bindegewebsschicht zwischen innere und äussere Epithelplatte hineinwächst. Zu beiden Seiten derselben erhalten sich Reste der ersten Schlundspalte als mehr oder minder tiefe Buchten, eine innere nach der Rachenhöhle zu gelegene und eine äussere, die von Wülsten des ersten und zweiten Schlundbogens umfasst wird.

Die innere Bucht, die als Canalis oder Sulcus tubo-tympanicus (pharyngo-tympanicus) bezeichnet wird, ist wie das Spritzloch zwischen Trigeminus und Acustico-facialis gelagert. Sie wird zum Mittelohr; sie vergrössert sich durch eine nach oben, aussen und hinten gerichtete Aussackung. Diese schiebt sich zwischen Labyrinth und Verschlussstelle der ersten Schlundspalte hinein und stellt einen seitlich plattgedrückten Hohlraum dar, welcher jetzt als Paukenhöhle von dem röhrenförmigen Rest des Sulcus tympanicus oder der Eustachi'schen Ohrtrompete zu unterscheiden ist. Seine Höhlung ist, namentlich bei älteren Embryonen von Mensch und Säugethieren, eine sehr enge; laterale und mediale Wand liegen daher fast unmittelbar an einander. Es rührt dies hauptsächlich daher, dass unter der Epithelauskleidung des Mittelohrs sich ein reichlich entwickeltes Gallertgewebe vorfindet. Letzteres schliesst zu dieser Zeit auch noch Gebilde ein, welche später gleichsam frei innerhalb der Paukenhöhle liegen, die Gehörknöchelchen und die Chorda tympani.

Auch das Trommelfell ist jetzt noch dem späteren Zustand sehr unähnlich. Seine Bildungsgeschichte ist keine so einfache, wie man früher glaubte. Denn es leitet sich nicht nur aus der schmalen Verschlussstelle der ersten Schlundspalte her, vielmehr betheiligen sich auch noch angrenzende Theile des ersten und des zweiten Schlundbogens. Das embryonale Trommelfell ist daher anfangs eine dicke, bindegewebige Platte und schliesst an seinen Rändern die Gehörknöchelchen, den Tensor tympani und die Chorda tympani in sich ein. Spät erst erfolgt die Verdünnung des Trommelfells, gleichzeitig mit einer zunehmenden Erweiterung der Paukenhöhle. Beides wird herbeigeführt durch Schrumpfung des Gallertgewebes und durch eine damit Hand in Hand gehende Wucherung der die Paukenhöhle auskleidenden Schleimhaut. Diese schiebt sich an den Stellen, wo das Gallertgewebe schwindet, zwischen die einzelnen Gehörknöchelchen und die Chorda hinein, welche so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen kommen. In Wirklichkeit aber liegen sie ausserhalb derselben. Denn sie werden noch allseitig von der gewucherten Schleimhaut überzogen und durch Schleimhautfalten (Hammer,

Ambosfalte etc.) mit der Wand der Paukenhöhle in Verbindung gesetzt in gleicher Weise, wie die in die Leibeshöhle hineingewachsenen Unterleibsorgane vom Bauchfell überzogen und durch Bauchfellfalten an den Wandungen festgehalten werden.

Mit der Verdünnung des Trommelfells geht eine Verdichtung seiner bindegewebigen Substanz einher, wodurch es erst zu seiner späteren Aufgabe als schwingende Membran befähigt wird.

Ueber die Entwicklung der Gehörknöchelchen wird erst in einem späteren Abschnitt, welcher die Entstehung des Skelets zum Gegenstand hat, ausführlicher gesprochen werden. Jetzt nur noch einige Worte über die Bildung des äusseren Ohrs, welches sich, wie schon oben bemerkt, von einer Bucht an der Aussenseite der Verschlussstelle der ersten Schlundspalte herleitet. Moldenhauer hat dieselbe beim Hühnchen, His bei menschlichen Embryonen genauer untersucht. Wie die seitliche Ansicht eines sehr jungen menschlichen Embryo (Fig. 244) lehrt, wird die erste Schlundspalte von wulstigen Rändern umgeben, die dem ersten und zweiten Schlundbogen angehören und sich frühzeitig in 6 mit Ziffern bezeichnete Höcker gliedern. Von ihnen leitet sich die Ohrmuschel ab, welche demnach ein ziemlich umfangreiches Gebiet des embryonalen Kopfes (die pars auricularis) für sich in Anspruch nimmt. Die Tasche zwischen den Wülsten, an deren Grund man auf die Trommelfellanlage stösst, wird zum äusseren Gehörgang. Sie wird dadurch immer tiefer, dass sich die umgebende Gesichtswand in hohem Maasse verdickt; schliesslich ist sie zu einem längeren Canal mit theils knöchernen, theils knorpligen Wandungen ausgewachsen. Die 6 oben erwähnten Höcker, welche die Oeffnung des äusseren Gehörgangs umsäumen, bilden zusammen einen plumpen Ring. Ueber ihre Umwandlung zum äusseren Ohr giebt die folgende Abbildung (Fig. 253) genügenden Aufschluss. Sie zeigt, dass sich aus den mit Nummer 1 u. 5 bezeichneten Höckern der Tragus und Antitragus, aus 2 und 3 der Helix und aus 4 der Anthelix entwickeln. Das Ohrläppchen bleibt lange Zeit klein und wird erst im fünften Monat deutlicher. Es leitet sich von dem mit der Zahl 6 versehenen Hügel ab. Am Schluss des zweiten Monats sind alle wesentlichen Theile des Ohrs leicht erkennbar; vom dritten Monat an wächst der hintere und obere Theil der Ohrmuschel mehr aus der Kopffläche heraus und gewinnt eine grössere Festigkeit mit der Differenzirung des Ohrknorpels, die schon am Schluss des 2. Monats begonnen hat.

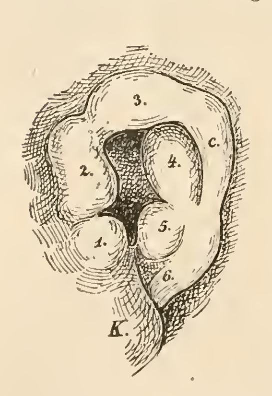


Fig. 253. Ohranlage von einem menschlichen Embryo. Nach His.
Der mit 1. bezeichnete Höcker liefert den Tragus, 5. den Antitragus. Die Höcker 2. und 3. liefern den Helix, Höcker 4. den Anthelix. Aus dem Streifen 6. wird das Ohrläppchen; *K* Unterkiefer.

Zusammenfassung.

1) Der wesentlichste Theil des Gehörorgans, das häutige Labyrinth, entwickelt sich zu beiden Seiten des Nachhirns oberhalb der ersten

Schlundspalte aus einer grubenförmigen Vertiefung des äusseren Keimblattes.

2) Das Hörgrübchen schliesst sich zum Hörbläschen ab, rückt mehr in die Tiefe und wird in embryonale Bindesubstanz eingebettet, aus welcher sich später die Schädelkapsel entwickelt.

3) Das Hörbläschen nimmt durch verschiedenartige Ausstülpungen seiner Wand die complicirte Gestalt des häutigen Labyrinthes an und sondert sich in den Utriculus mit den 3 halbzirkelförmigen Bogengängen, in den Sacculus mit dem Canalis reuniens, sowie in den Labyrinthanhang (Recessus vestibuli) durch welchen Sacculus und Utriculus noch unter einander in Verbindung bleiben.

4) Der Hörnerv und das Hörepithel, welche ursprünglich einfach sind, zerfallen gleichfalls, sowie sich das Bläschen in mehrere Abschnitte sondert, in mehrere Nervenzweige (Nervus vestibuli, N. cochleae) und in mehrere Nervenendstellen (in die 3 Cristae acusticae der Ampulle, in je eine Macula acustica des Utriculus und des Sacculus, und in das Corti'sche Organ).

5) Das embryonale Bindegewebe, in welches das epitheliale Hörbläschen und seine Umwandlungsproducte eingeschlossen werden, sondert sich in drei verschiedene Theile:

a) in eine dünne Bindegewebsschicht, welche sich den epithelialen Wandungen innig anschmiegt und mit ihnen zusammen das häutige Labyrinth darstellt;

b) in ein Gallertgewebe, welches während des embryonalen Lebens verflüssigt wird und die perilymphatischen Räume liefert (an der Schnecke die Paukentreppe und die Vorhofstreppe);

c) in eine Knorpelkapsel, aus welcher durch Verknöcherung das knöcherne Labyrinth entsteht.

6) Das mittlere und das äussere Ohr sind von dem oberen Theil der ersten Schlundspalte (dem Spritzloch der Selachier) und ihrer Umrandung abzuleiten.

7) Aus der Verschlussplatte der ersten Schlundspalte nebst angrenzenden Theilen der Schlundbogen entwickelt sich das Trommelfell, welches ursprünglich ziemlich dick ist und sich erst allmählich zu einer durchsichtigen Membran verdünnt.

8) Aus einer Bucht an der Innenseite des Trommelfells, dem Sulcus tubotympanicus, und aus einer nach oben, aussen und hinten gerichteten Aussackung derselben entstehen die Paukenhöhle und die Eustachi'sche Röhre.

9) Die Paukenhöhle ist ursprünglich ausserordentlich eng, indem in der sie einhüllenden Schleimhaut das Bindegewebe gallertig ist.

10) Die Gehörknöchelchen und die Chorda tympani liegen anfangs ausserhalb der Paukenhöhle in dem Schleimgewebe ihrer Wand; erst durch Schrumpfung des Schleimgewebes kommen sie in Schleimhautfalten zu liegen, welche in die nunmehr geräumiger gewordene Paukenhöhle hineinspringen (Ambosfalte, Hammerfalte).

11) Der äussere Gehörgang entwickelt sich aus der Umrandung der nach aussen vom Trommelfell gelegenen Bucht, und die Ohrmuschel aus 6 Höckern, die sich zum Tragus, Antitragus, Helix, Anthelix und zu dem Ohrläppchen umgestalten.

C) Die Entwicklung des Geruchsorgans.

Das Geruchsorgan ist ebenfalls wie Auge und Ohr eine Bildung des äusseren Keimblatts, aus welchem es sich ein wenig später als die beiden höheren Sinnesorgane entwickelt. — Es macht sich zuerst zu beiden Seiten des schon früher beschriebenen breiten Stirnfortsatzes (Fig. 244) bemerkbar als eine Verdickung des äusseren Keimblattes, welche His bei menschlichen Embryonen als Nasenfeld bezeichnet hat. Die beiden Anlagen werden bald deutlicher, indem der Boden eines jeden Nasenfeldes muldenartig einsinkt und seine Ränder sich faltenartig nach aussen erheben (Fig. 254). Zum verdickten Epithel derselben tritt jederseits der Riechlappen heran, der durch Ausstülpung aus dem Hemisphärenbläschen mittlerweile entstanden ist, und endet daselbst mit seinen Nervenfibrillen.

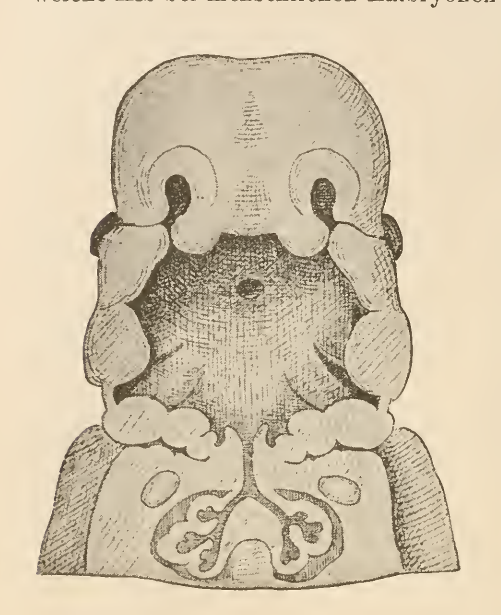


Fig. 254. Frontalconstruction des Mundrachenraums eines menschlichen Embryos (*Rg*, His) **von 11,5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 12.

Der Oberkiefer ist perspectivisch, der Unterkiefer im Durchschnitt zu sehen. Die letzten Schlundbogen sind äusserlich nicht mehr zu sehen, da sie in die Tiefe der Halsbucht gerückt sind.

Die beiden Geruchsgrübchen, die in ähnlicher Weise mit Ausnahme der Cyclostomen, bei denen nur eine unpaare Grube entsteht, bei allen Wirbelthieren angelegt werden, sind durch einen beträchtlichen Abstand von einander getrennt. Sie erscheinen daher jetzt auf das deutlichste als paarige Bildungen, während sie bei den höheren Wirbelthieren im fertigen Zustand zu einem anscheinend unpaaren Organ, der Nase, in der Medianebene zusammengerückt sind.

Das Studium der Entwicklungsgeschichte der Geruchsorgane gewinnt an Interesse, wenn man auch auf vergleichend anatomische Verhältnisse Rücksicht nimmt. Man wird dann finden, dass die verschiedenartigen Stadien, welche das Geruchsorgan der Säugethiere zum Beispiel während des embryonalen Lebens durchläuft, sich als bleibende Bildungen in niederen Wirbelthierclassen erhalten haben. So erhält sich das Geruchsorgan gleichsam auf dem Anfangsstadium in Form paariger Grübchen in vielen Abtheilungen der Fische. Ein besonderes Interesse aber gewinnt dieser Zustand noch bei genauerer histologischer Untersuchung, weil sich uns hier Anknüpfungspunkte an einfachere in der Haut verbreitete Sinnesorgane darbieten. Wie nämlich Blaue in einer verdienstvollen Arbeit gezeigt hat, endet hier der Riechnerv nicht in einem zusammenhängenden Riechepithel, sondern in einzelnen scharf gesonderten Organen (Fig. 255 *rk*), die von einander getrennt, wenn auch

dicht zusammengedrängt in einem indifferenten, an seiner Oberfläche flimmernden Epithel (*fe*) liegen. Die Organe (*rk*) bestehen aus vielen feinen, stäbchenförmigen Zellen, welche auf ihrer freien Oberfläche feine Stiftchen tragen und zu einem von den gewöhnlichen Epidermiszellen sich deutlich absetzenden Bündel vereint sind. Sie gleichen zum Verwechseln sensiblen Nervenendigungen, die in der Epidermis der Fische und niederen Wirbelthiere häufig und weit verbreitet vorkommen, den becherförmigen Organen, oder den Nervenendknospen. BLAUE hat sie daher auch geradezu als Geruchsknospen bezeichnet. Er geht von der Ansicht aus, dass sie ebenso wie die ähnlich beschaffenen Geschmacksknospen der Mundhöhle von den in der ganzen Haut verbreiteten Sinnesorganen ableitbar seien. Das Geruchsorgan ist nichts Anderes als eine in die Tiefe gesenkte, mit Nervenendknospen reichlich versehene Hautstrecke, welche eine bestimmte specifische Sinnesfunction entwickelt und einen Functionswechsel erfahren hat. Aus den ursprünglich zerstreuten, vereinzelten Geruchsknospen (Fig. 255 *rk*) ist das zusammenhängende Riechepithel der höheren Wirbelthiere durch Verschmelzung entstanden, in der Weise, dass das indifferente Epithel (*fe*) sich allmählich zurückgebildet hat. Bei einzelnen Arten der Fische und Amphibien kann man die Uebergangsstadien nachweisen.

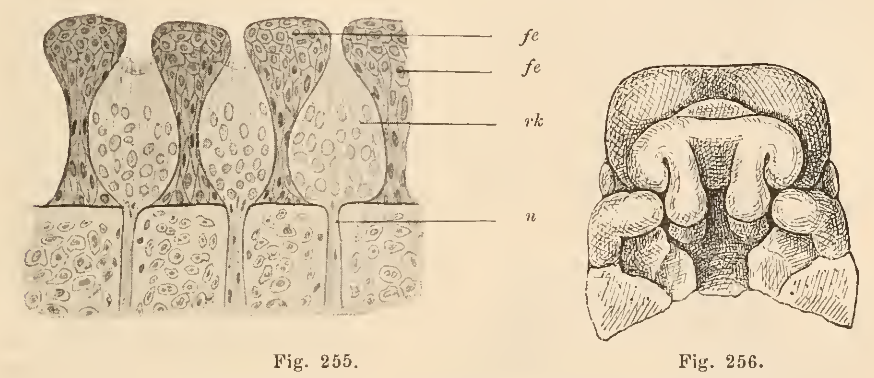


Fig. 255. Fig. 256.

Fig. 255. Längsschnitt durch 3 Geruchsknospen aus der Regio olfactoria von Belone. Stark vergrössert. Nach BLAUE.

rk Riechknospe; *fe* indifferentes, mehrschichtiges Flimmerepithel; *n* Riechnervenzweig.

Fig. 256. Anlage der Nase und Decke der primitiven Mundhöhle, von unten nach Entfernung des Unterkiefers gesehen, von einem menschlichen Embryo (C. II His). Aus HIS, Menschliche Embryonen. Vergr. 12.

Die weitere Entwicklung des Geruchsorgans wird vor allen Dingen dadurch characterisirt, dass die Grübchen zur Mundhöhle in Beziehung treten. An einem jeden (Fig. 254) entwickelt sich eine Furche, welche nach abwärts zum oberen Mundrand verläuft und an ihrer äusseren Seite die vom Auge in schräger Richtung herkommende, schon früher besprochene Thränenfurche aufnimmt. Nasengrube und Nasenfurche werden bei älteren Embryonen (Fig. 256) tiefer, indem ihre Ränder nach aussen wulstartig vorspringen und die sogenannten inneren und äusseren Nasenfortsätze darstellen. Die beiden inneren Nasenfortsätze werden durch eine seichte von oben nach unten verlaufende Furche von einander getrennt, stellen zusammen eine breite,

später bei den höheren Wirbelthieren immer schmäler werdende Scheidewand zwischen beiden Geruchsgruben her und begrenzen die Mitte der Mundhöhle von oben. Die äusseren Nasenfortsätze (von His auch die seitlichen Stirnfortsätze genannt) bilden jederseits einen vorspringenden Wulst zwischen Auge und Geruchsorgan und liefern das Bildungsmaterial für die seitliche Nasenwand und die Nasenflügel. Mit ihrem unteren Rand treffen sie auf die vorderen Enden der quergestellten Oberkieferfortsätze, von denen sie äusserlich durch die Thränenrinne abgegrenzt werden.

An der medialen Wand der Nasengrube findet sich noch eine besondere kleine Vertiefung, welche von Dursy zuerst bei Säugethierembryonen aufgefunden worden ist und auch bei menschlichen Embryonen bereits auf sehr frühen Stadien (His) bemerkt wird. Es ist die Anlage des Jacobson'schen Organs, welches später in die Nasenscheidewand hineinwächst. Vom Riechnerven empfängt es einen besonderen Zweig, der bei Embryonen sogar von auffallender Stärke ist.

Das Stadium mit der Nasenrinne findet sich bei vielen Selachiern als ein dauernder Zustand vor. Bei ihnen liegen die tiefen, in Knorpelkapseln eingeschlossenen Nasengruben, deren Schleimhaut in viele parallel gestellte Falten erhoben ist, an der unteren Fläche der zu einem Rostrum verlängerten Schnauze. Tiefe Rinnen, die von Hautfalten mit Muskeln begrenzt werden und wie durch Klappen verschlossen werden können, führen zu der vorderen Begrenzung des Mundes in einiger Entfernung von den Mundwinkeln hin.

Das nächste Stadium, welches bei menschlichen Embryonen in die zweite Hälfte des zweiten Monats fällt, zeigt uns das Geruchsorgan in 2 Canäle umgewandelt, welche durch Verwachsung der Ränder der beiden Rinnen, besonders des inneren Nasenfortsatzes mit dem medial sich vorschiebenden Oberkieferfortsatz entstanden sind. Die Canäle besitzen nur zwei Oeffnungen, das äussere und das innere Nasenloch (Fig. 257). Die beiden äusseren Nasenlöcher liegen nur wenig oberhalb des Mundrandes; die inneren an der Decke der primitiven Mundhöhle, daher sie auch von Dursy primitive Gaumenspalten genannt worden sind. Sie finden sich weit nach vorn gelagert, nur wenig entfernt vom Mundrand, eine Lage, welche sie bei Dipneusten und Amphibien dauernd beibehalten. Anfangs rundlich, verlängern sie sich später und stellen einen von vorn nach hinten verlaufenden Spalt dar.

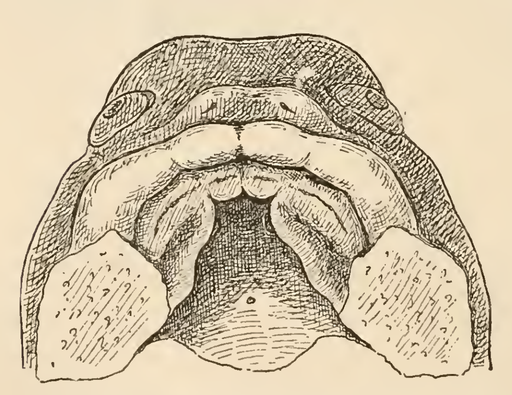


Fig. 257. Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze. 10fach vergrössert. Nach His.

Das Geruchsorgan hat durch die Umbildung zu einem in die Mundhöhle führenden Canal, welche sich bei allen durch Lungen athmenden

Wirbelthieren vollzogen hat, noch eine zweite Function übernommen. Es ist jetzt nicht nur allein ein Sinnesorgan für Geruchswahrnehmung, sondern dient gleichzeitig auch dazu, den Luftstrom in die Mund- und Rachenhöhle und in die Lungen aus- und einzuleiten. Es ist zu einer Art respiratorischer Vorkammer für den Athmungsapparat geworden. Die Uebernahme dieser Nebenleistung drückt den späteren Entwicklungsstadien des Geruchsorgans ein bestimmtes Gepräge auf und ist bei einer richtigen Beurtheilung derselben mit in Anschlag zu bringen. Denn die Weiterentwicklung wird vor allen Dingen durch die Tendenz beherrscht, die Oberfläche der Geruchshöhlen in einem bedeutenden Maasse zu vergrössern. Die Oberflächenvergrösserung betrifft nun aber nicht die eigentliche Riechschleimhaut oder das Sinnesepithel, zu welchem der Riechnerv ausstrahlt, sondern die gewöhnliche, mit Flimmerzellen versehene Schleimhaut. Sie hängt daher auch weniger mit einer Verbesserung des Geruchssinnes zusammen als mit der Nebenleistung beim Athmungsprocess. Durch Vergrösserung der weichen, mit Blutgefässen reichlich versehenen Schleimhautflächen soll die an ihnen vorbeistreichende Luft erwärmt und von Staubtheilen, die an den feuchten Flächen hängen bleiben, gereinigt werden. Man hat daher von jetzt ab am Geruchsorgan eine Regio olfactoria und eine Regio respiratoria zu unterscheiden. Erstere, welche sich von dem Sinnesepithel des ursprünglichen Geruchsgrübchens ableitet, bleibt verhältnissmässig klein, nimmt die Endausbreitung des Riechnerven auf und ist beim Menschen auf die Gegend der oberen Muschel und einen Theil der Nasenscheidewand beschränkt. Die Regio respiratoria bedingt die gewaltigen Dimensionen, welche das Geruchsorgan bei den höheren Wirbelthieren erlangt.

Die Vergrösserung der Oberfläche der Nasenhöhle wird durch drei verschiedene Vorgänge herbeigeführt, 1) durch die Bildung des harten und weichen Gaumens, 2) durch die Entwicklung der Muscheln, 3) durch das Auftreten der Nebenhöhlen der Nase.

Der erste Process beginnt beim Menschen gegen das Ende des zweiten Monats. Es bildet sich dann an der Innenfläche der Oberkieferfortsätze (Fig. 257) eine Leiste, welche in die weite primitive Mundhöhle vorspringt und in horizontaler Richtung zu einer Platte auswächst. Linke und rechte **Gaumenplatte** fassen anfangs eine weite Spalte zwischen sich, durch welche man hindurch die ursprüngliche Decke der Mundhöhle und an dieser die mehr und mehr schlitzförmig werdenden inneren Nasenöffnungen erblickt, beide getrennt durch eine Substanzbrücke, welche aus dem mittleren Stirnfortsatz hervorgegangen ist und nun als Nasenscheidewand bezeichnet werden kann. Im dritten Monat verengt sich die embryonale Gaumenspalte mehr und mehr. Die horizontalen Gaumenfortsätze der Oberkiefer vergrössern sich und treffen schliesslich mit ihren freien Rändern in der Medianebene auf den unteren Rand der noch immer breiten Nasenscheidewand, welche noch weiter nach abwärts in die Mundhöhle hineingewachsen ist. Dann beginnen die genannten Theile von vorn nach hinten unter einander zu verschmelzen.

Zwei Stadien dieses Vorgangs werden durch die nebenstehenden Figuren (Fig. 258 u. 259) veranschaulicht, in denen Querschnitte durch das vordere Kopfende zweier Schweinsembryonen dargestellt sind. Figur 258 zeigt uns das Stadium, auf welchem vom Oberkieferfortsatz (*of*) die Gaumenplatten (*gf*) bis dicht an den unteren Rand der Nasenscheidewand vor-

gedrungen sind. Mund- und Nasenhöhlen hängen noch durch die sehr engen, mit einem Stern bezeichneten Gaumenspalten zusammen.

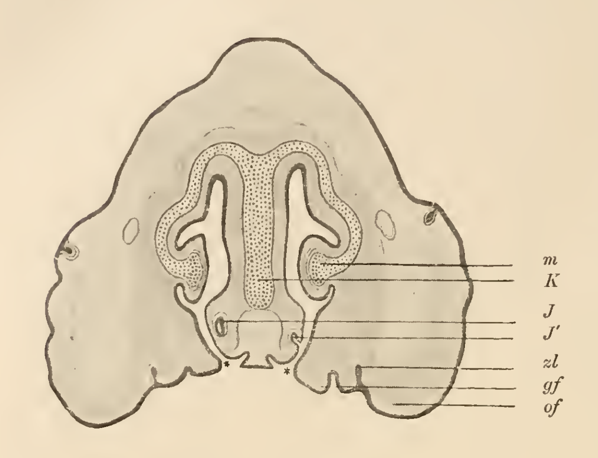


Fig. 258. Querschnitt durch den Kopf eines Schweinsembryos von 3 cm Steissscheitellänge.

Man sieht die Nasenhöhlen an der mit * bezeichneten Stelle mit der Mundhöhle in Zusammenhang; *k* Knorpel der Nasenscheidewand; *m* Knorpel der Nasenmuschel; *J* Jacobson'sches Organ; *J'* Einmündungsstelle desselben in die Nasenhöhle; *gf* Gaumenfortsatz; *of* Oberkieferfortsatz; *zl* Zahnleiste.

In Figur 259 ist die Verschmelzung eingetreten. Auf diese Weise ist die primitive Mundhöhle in zwei über einander gelegene Etagen getrennt worden. Die eine, obere Abtheilung gesellt sich zum Geruchsorgan hinzu, zu dessen Vergrösserung sie beiträgt, sie wird von dem aus dem ursprünglichen Geruchsgrübchen entstandenen Raum oder dem Labyrinth als Nasenrachengang unterschieden. Dieser mündet nach hinten durch die Choanen in die Rachenhöhle. Die untere Abtheilung wird zur secundären Mundhöhle. Die Scheidewand, die sich von den Oberkieferfortsätzen aus gebildet hat, ist der Gaumen, der später, wenn die Entwicklung der Kopfknochen bemerkbar wird, sich in den harten und den weichen Gaumen scheidet.

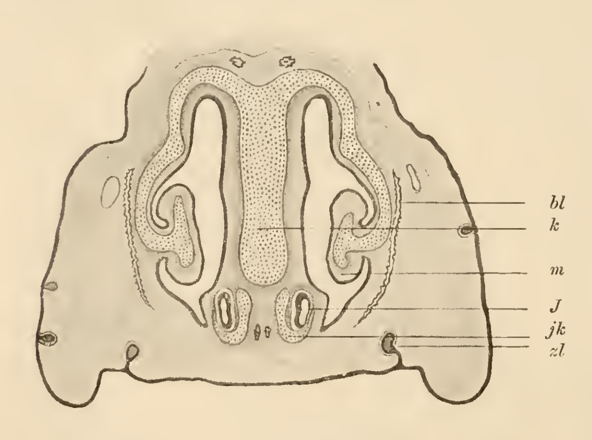


Fig. 259. Querschnitt durch den Kopf eines Schweinsembryos von 5 cm Steissscheitellänge.

k knorpelige Nasenscheidewand; *m* Nasenmuschel; *J* Jacobson'sches Organ mit *jk* Jacobson'schem Knorpel; *zl* Zahnleiste; *bl* Belegknochen.

Von der Gaumenspalte, welche bei jungen Embryonen den Gaumen von vorn nach hinten durchsetzt und Mund- und Nasenhöhle verbindet (Fig. 258*), erhält sich bei den meisten Säugethieren ein kleiner Theil offen und stellt den Nasengaumengang oder den Stenson'schen Gang dar. Durch ihn kann man mit einer Sonde aus der Nasenhöhle in die Mundhöhle gelangen. Beim Menschen schliesst sich der Stenson'sche Gang noch während des embryonalen Lebens, doch erhält sich im Gaumenfortsatz des knöchernen Oberkiefers an der entsprechenden

Stelle eine von Bindegewebe, Gefässen und Nerven ausgefüllte Lücke, der Canalis incisivus.

Wo STENSON'sche Gänge vorhanden sind, finden sich auch in ihrer Nähe die JACOBSON'schen Organe, von denen schon früher erwähnt wurde, dass sie sich sehr früh als besondere Vertiefungen der beiden Riechgrübchen anlegen. Beim Menschen liefern sie einen feinen Schlauch, der etwas oberhalb des Canalis incisivus „dicht an der knorpeligen Nasenscheidewand in gerader Richtung nach hinten und ein wenig nach aufwärts zieht, um blind geschlossen zu enden.“ (SCHWALBE.) Bei Säugethieren ist das Organ viel besser entwickelt (Fig. 258 u. 259 *J*), es wird von einer besonderen Knorpelkapsel (JACOBSON'scher Knorpel *jk*) eingehüllt und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven, der in einem Sinnesepithel endet, welches mit dem der Regio olfactoria übereinstimmt. Häufig mündet es (z. B. bei Wiederkäuern) in den Anfang des STENSON'schen Canals ein, der sich hier als Verbindung von Nasen- und Mundhöhle offen erhält.

Als zweites Mittel, um die Innenfläche des Geruchsorgans zu vergrössern, führte ich die Bildung von Falten auf. Dieselben entwickeln sich bei den Säugethieren (Fig. 258 u. 259 *m*) und beim Menschen an der Seitenwand der Nasenhöhlen, verlaufen parallel zu einander von vorn nach hinten, wachsen mit ihrem freien Rande nach abwärts und werden der Form wegen, welche sie annehmen, als die drei Nasenmuscheln, sowie die Hohlräume zwischen ihnen als oberer, mittlerer und unterer Nasengang bezeichnet. Von der knorpeligen Schädelkapsel erhalten sie beim Menschen schon im zweiten Monat eine Stütze, welche später verknöchert. Bei manchen Säugethieren gewinnen die Muscheln eine complicirte Gestalt, indem sich auf der ersten Falte noch zahlreiche secundäre und tertiäre kleinere Falten anlegen, welche sich in eigenthümlicher Weise zusammenkrümmen und einrollen. Wegen dieser complicirteren, durch die Muschelbildung hervorgerufenen Gestaltung hat das Riechsäckchen denn auch den Namen des Geruchslabyrinths erhalten.

Drittens endlich vergrössert sich die Nasenschleimhaut dadurch, dass sie Aussackungen bildet und vermittelst derselben theils in die auf frühen Entwicklungsstadien aus Knorpel bestehende Ethmoidalregion der Schädelkapsel, theils in eine Anzahl von Belegknochen hineinwächst. Auf diese Weise entstehen die zahlreichen kleinen Siebbeinzellen im knorplig vorgebildeten Siebbein. Etwas später (beim Menschen im sechsten Monat) entwickelt sich eine Ausstülpung im Oberkiefer zur Highmorshöhle. Nach der Geburt endlich dringen Aussackungen noch in die Keilbeinkörper und in das Stirnbein ein und erzeugen die Sinus sphenoidales und Sinus frontales, welche aber erst ihre volle Grösse zur Zeit der Geschlechtsreife erlangen. Bei manchen Säugethieren findet die Vergrösserung der Nasenhöhle sogar noch weiter nach rückwärts bis in den Körper des Hinterhauptbeines statt (Sinus occipitales). Dadurch dass die Nebenhöhlen der Nase Knochensubstanz verdrängen, tragen sie natürlich auch zur Verringerung des Gewichts des Kopfskelets bei.

Bei Besprechung des Geruchsorgans wäre jetzt auch noch der Entstehung der äusseren Nase mit wenigen Worten zu gedenken. Dieselbe entwickelt sich aus dem Stirnfortsatz und den als Nasenfortsätzen unterschiedenen Theilen (Fig. 254, 256, 257) dadurch, dass diese sich aus dem Niveau ihrer Umgebung immer mehr erheben.

Anfangs breit und plump, wird die Nase später dünner und länger und gewinnt characteristischere Formen. Die Nasenlöcher, die bei ihrer Anlage weit auseinanderstehen, rücken in der Medianebene zusammen. Während ihr Abstand, wie His durch Messungen gezeigt hat, bei einem fünf Wochen alten Embryo 1,7 mm beträgt, verringert er sich bei einem sieben Wochen alten Embryo auf 1,2 mm und bei einem noch etwas älteren auf 0,8 mm. Dementsprechend verdünnt sich der mittlere Stirnfortsatz und liefert die Nasenscheidewand.

Zusammenfassung.

1) Das Geruchsorgan entwickelt sich aus zwei grubenförmigen Vertiefungen des äusseren Keimblattes, welche sich in einem grösseren Abstand von einander auf dem Stirnfortsatz bilden.

2) Die beiden Geruchsgrübchen verbinden sich auf einem weiteren Stadium mit den Winkeln der Mundhöhle durch die Nasenrinnen.

3) Die inneren und die äusseren Ränder der Geruchsgrübchen und der Nasenrinnen treten als Wülste nach aussen hervor und stellen die äusseren und inneren Nasenfortsätze dar.

4) Durch Verwachsung der Ränder der Nasenrinnen wird das Geruchsorgan in zwei Nasengänge umgewandelt, die mit dem äusseren Nasenloch am Stirnfortsatz, mit dem inneren Nasenloch an der Decke der primitiven Mundhöhle etwas nach einwärts von der Oberlippe ausmünden.

5) Die inneren Nasenlöcher werden später spaltförmig und rücken näher an einander, indem sich die Nasenscheidewand verdünnt und zugleich etwas nach abwärts in die primitive Mundhöhle hineinwächst.

6) Der obere Theil der primitiven Mundhöhle wird mit zum Geruchsorgan hinzugezogen und dient zur Vergrösserung seiner Regio respiratoria, indem von den Oberkieferfortsätzen horizontale Leisten (die Gaumenfortsätze) nach innen dem unteren Rand der Nasenscheidewand entgegenwachsen, mit ihm verschmelzen und den harten und den weichen Gaumen erzeugen.

7) Das Geruchsorgan erfährt eine weitere Vergrösserung seiner respiratorischen Zwecken dienenden Binnenräume

a) durch Faltenbildung seiner Schleimhaut, durch welche die Nasenmuscheln entstehen,

b) durch Ausstülpungen seiner Schleimhaut in die angrenzenden Theile des knorpeligen und knöchernen Kopfskelets (Bildung der Siebbeinzellen, der Stirn-, Keilbein- und Highmorshöhlen).

8) Am Geruchsgrübchen bildet sich frühzeitig bei menschlichen Embryonen eine besondere Vertiefung des äusseren Keimblattes als Anlage des Jacobson'schen Organs und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven.

9) Das Jacobson'sche Organ kommt entfernt von der Regia olfactoria an den Grund der Nasenscheidewand zu liegen.

10) Als Rest der ursprünglichen spaltförmigen Verbindung zwischen Nasenhöhlen und secundärer Mundhöhle, der sogenannten Gaumenspalten, erhalten sich die Stenson'schen Gänge vieler Säugethiere, die Canales incisivi des Menschen.

III. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.

Nachdem wir mit den physiologisch wichtigeren Leistungen des äusseren Keimblattes, welche in der Hervorbringung des Nervensystems und der Sinnesorgane bestehen, bekannt geworden sind, gebe ich noch eine kurze Uebersicht über die Veränderungen, welche in dem übrigen Theil, den man jetzt auch als Hornblatt bezeichnet, vor sich gehen. Das Hornblatt liefert die ganze Oberhaut oder die Epidermis des Körpers und die zahlreichen und verschiedenartigen aus ihr sich differenzirenden Organe, wie Nägel und Haare, wie Schweiss-, Talg- und Milchdrüsen.

a) Die Haut.

Die Oberhaut des Menschen ist nach den Angaben Kölliker's in den zwei ersten Monaten der Entwicklung sehr dünn und besteht nur aus zwei einfachen Lagen von Epithelzellen. Von diesen zeigt die oberflächliche Lage abgeplattete, durchsichtige, hexagonale Elemente, die tiefere Lage dagegen kleinere Zellen, so dass hierin schon eine Sonderung in eine Horn- und Schleimschicht angedeutet ist. Auch beginnt sich jetzt schon eine Abstossung von Epidermiszellen bemerklich zu machen. Denn bald findet man die äussere Zellenschicht wie im Absterben begriffen, mit verwischten Zellencontouren und undeutlichen Kernen, während unter ihr eine Ersatzschicht entsteht. Bei manchen Säugethieren löst sich die absterbende Schicht im Zusammenhang ab und stellt dann um den ganzen Embryo eine Zeit lang eine Art von Hülle dar, welcher Welcker den Namen Epitrichium gegeben hat, weil unter ihr die hervorsprossenden Haare zu liegen kommen.

Von der Mitte des embryonalen Lebens an werden beide Lagen der Oberhaut dicker und enthält die äusserste von ihnen Hornplättchen, deren Kerne sich rückgebildet haben. Eine Abschuppung findet von jetzt ab in reicherem Maasse an der Oberfläche statt, während der Verlust durch Theilungsprocesse in der Schleimschicht und Umwandlung derselben in verhornte Zellen wieder ersetzt wird. In Folge dessen bedeckt sich die Oberfläche des Embryo bis zur Geburt immer mehr mit einer weissgelblichen, schmierigen Masse, der Fruchtschmiere (Smegma embryonum oder Vernix caseosa). Dieselbe besteht aus einem Gemenge von abgelösten Epidermisschüppchen und von Hauttalg, der von den mittlerweile entstandenen Hautdrüsen abgeschieden worden ist. Sie bildet namentlich an der Beugeseite der Gelenke, an Fusssohle, Handteller und am Kopf einen dickeren Ueberzug. Abgelöste Partieen desselben gerathen in das Fruchtwasser und trüben dasselbe. Endlich können sie vom Embryo ebenso wie einzelne abgelöste Wollhaare mit dem Fruchtwasser verschluckt und so zu einem Bestandtheil des im Darmcanal angehäuften Kindspechs werden.

Die Epidermis macht nur einen Bestandtheil der Haut des Erwachsenen oder des Integuments aus, den anderen an Masse überwiegenden Theil, die Lederhaut oder das Corium, liefert das Zwischenblatt oder Mesenchym. Es findet hier dasselbe wie an anderen Häuten und Organen des Körpers statt. Die von den primären Keimblättern abstammenden Epithellagen erhalten sich beim Erwachsenen nicht als selbständige Schichten, sondern

gehen mit dem Mesenchym eine Verbindung ein, wodurch sie eine zur Stütze und Ernährung dienende bindegewebige Grundlage erhalten. Wie sich das innere Keimblatt mit dem Zwischenblatt zur Darmschleimhaut, das epitheliale Hörbläschen mit der angrenzenden Stützsubstanz zum häutigen Labyrinth, und die epitheliale Augenblase mit der Choroidea und Sclera zum Augapfel vereinte, so verbindet sich auch hier die Epidermis mit dem Corium zur äusseren Haut.

In den ersten Monaten bildet das Corium beim Menschen eine Schicht dicht zusammenliegender spindelförmiger Zellen und ist durch eine zarte, structurlose Grenzmembran (Basalmembran) mit glatter Fläche, wie es bei niederen Wirbelthieren dauernd der Fall ist, gegen die Oberhaut abgesetzt. Im dritten Monat sondert es sich in eigentliche Lederhaut und in das locker werdende Unterhautbindegewebe, in welchem sich bald auch einige Fetttraubchen entwickeln. Letztere nehmen von der Mitte der Schwangerschaft an Zahl so zu, dass bald das Unterhautbindegewebe zu einer den ganzen Körper bedeckenden Fettschicht wird. Zu dieser Zeit geht auch die glatte Contour zwischen Ober- und Lederhaut verloren, indem letztere an ihrer Oberfläche kleine Papillen entwickelt, welche in die Schleimschicht hineinwachsen und den Papillarkörper der Haut (Corpus papillare) erzeugen. Die Papillen dienen theils zur Aufnahme von capillaren Blutgefässschlingen und vermitteln so eine bessere Ernährung der Schleimschicht, theils nehmen sie die Endigungen von Tastnerven (Tastkörperchen) in sich auf und zerfallen demgemäss in Gefäss- und in Nerven-Papillen (oder Gefühlswärzchen).

Eine höhere Ausbildung erlangt die Haut der Wirbelthiere in Folge ähnlicher Processe, wie sie vom Darmcanal beschrieben worden sind. Die Epidermis vergrössert ihre Oberfläche nach aussen durch Faltenbildungen, nach innen durch Einstülpungen. Indem die aus- und eingestülpten Theile dabei auch ihre histologischen Eigenschaften in mannigfaltiger Weise verändern, entsteht eine grosse Anzahl verschiedenartiger Organe, welche in den einzelnen Wirbelthierklassen in ungleicher Weise entwickelt sind und so in erster Linie das äussere Aussehen derselben bestimmen.

Als Fortsatzbildungen nach aussen entstehen die Hautzähne und Schuppen, die Federn, Haare und Nägel. Als Einstülpungen der Oberhaut nach innen entwickeln sich die Schweiss-, Talg- und Milchdrüsen. Wir wollen mit ersteren beginnen und, um uns nicht zu weit in Einzelheiten zu verlieren, auf die Organe der Haut der Säugethiere beschränken.

b) Die Haare.

Die am meisten characteristischen epidermoidalen Bildungen der Säugethiere und des Menschen sind die Haare. In ihrer Entwicklung kann man zwei Variationen unterscheiden. Der gewöhnliche Fall ist der vom Menschen bekannte. Hier wuchert die Schleimschicht am Ende des dritten embryonalen Monats an einzelnen Stellen und bildet kleine solide Zapfen, die Haarkeime, welche sich in die unterliegende Lederhaut hineinsenken. (Fig. 260 *B hk.*) Indem diese sich weiterhin noch verlängern und an ihrem blinden Ende verdicken, nehmen sie Flaschenform an. Jetzt erfolgt ein ähnlicher Vorgang wie bei der Entstehung der Zähne. Am Grunde des Epithelzapfens geräth die an-

grenzende Lederhaut in Wucherung und bildet ein zellenreiches Knötchen (*pa*), das in das Epithelgewebe hineinwächst und die Anlage der bindegewebigen und schon früh mit Blutgefässschlingen versehenen Haarpapille ist. Um den ganzen in die Tiefe gesenkten Haarkeim ordnen sich später die umgebenden Theile der Lederhaut immer deutlicher zu besonderen, theils longitudinal, theils circulär verlaufenden Faserzügen an und stellen eine besondere mit Blutgefässnetzen versehene ernährende Hülle, den Haarbalg, dar (Fig. 260 *C*, *D*, *hb*).

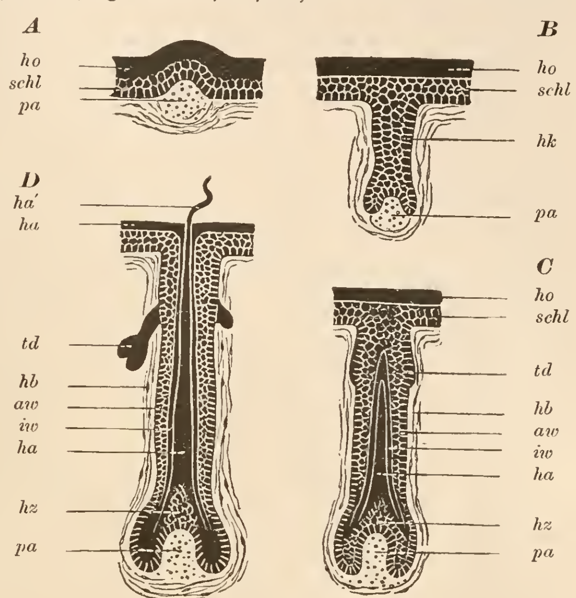


Fig. 260 *A*—*D*. 4 Schemata zur Entwicklung der Haare. *A* Entwicklung der Haarpapille auf der freien Hautoberfläche, wie sie nach Götte bei manchen Säugethieren erfolgt. *B*, *C*, *D* drei verschiedene Stadien der Entwicklung des Haares bei menschlichen Embryonen.

ho Hornschicht der Epidermis; *schl* Schleimschicht; *pa* Haarpapille; *hk* Haarkeim; *hz* Haarzwiebel; *ha* junges Haar; *ha'* die aus der Haartasche herausragende Spitze; *aw*, *iw* äussere, innere Wurzelscheide des Haares; *hb* Haarbalg; *td* Talgdrüse.

Ein etwas abweichender Bildungsmodus der Haare ist von Reissner, Götte und Feiertag bei einzelnen Säugethieren beobachtet worden.

Bei diesen giebt den ersten Anstoss zur Bildung einer Haaranlage eine beschränkte Zellenwucherung der Lederhaut unmittelbar unter der Epidermis. Sie liefert einen kleinen, in letztere vorspringenden Höcker (Fig. 260 *A*), welcher nichts Anderes als die Haarpapille selber ist. Die Papille wird hierauf durch Wucherung der sie überziehenden Epidermiszellen mehr und mehr von der Oberfläche der Haut weg in die Tiefe gedrängt und findet sich schliesslich von ihrem ersten Ursprungsort weit entfernt am blinden, etwas verdickten Ende eines langen Epithelzapfens.

Das Endresultat ist somit in beiden Fällen dasselbe, nur die Zeitfolge in der ersten Anlage der Papille und des Epithelzapfens ist eine verschiedene. Hier entsteht die Papille an der Oberfläche der Haut und wird durch eine zapfenförmige Epithelwucherung in die Tiefe versenkt, dort senkt sich erst der Epithelzapfen in die Tiefe und lässt dann an seinem Grund durch Wucherung der Lederhaut die Haarpapille entstehen.

Es drängt sich hier die Frage auf, welche von diesen beiden Entwicklungsweisen für die ursprünglichere zu halten ist. Meiner Ansicht nach die Bildung der Haarpapille an der Oberfläche

der Haut. Denn dies ist ohne Frage der einfachere und unvollkommenere Zustand, von welchem sich der andere ableiten und erklären lässt. In die Tiefe wurden die Haare eingesenkt zum Zweck besserer Ernährung und Befestigung. Ein Pendant liefert die Entwicklung der Zähne. Bei den Selachiern entstehen dieselben (soweit sie sich als Schutzgebilde in der Haut entwickeln) aus Papillen, die von der Oberfläche der Lederhaut in die Epidermis hineinwachsen; bei Knochenfischen und Amphibien dagegen legen sich die Zähne, welche sich in der Mundschleimhaut über weite Strecken verbreitet vorfinden, in der Tiefe der Schleimhaut an, indem sich vom Epithel aus Zapfen in das Bindegewebe hineinsenken und hierauf erst am Grunde der Zapfen Zahnpapillen durch Wucherungsprocesse im Bindegewebe gebildet werden.

Kehren wir nach diesem Vergleich zur weiteren Entwicklung der Haare zurück, so erfolgt dieselbe in beiden oben unterschiedenen Fällen in gleicher Weise: Die Epithelzellen, welche die Papille überziehen, wuchern und sondern sich in zwei Theile (Fig. 260 *C*), erstens in Zellen, die von der Papille weiter entfernt sind, eine längere Gestalt annehmen, sich zu einem kleinen Kegel vereinen und durch Verhornung das erste Haarspitzchen (*ha*) liefern, und zweitens in Zellen, welche die Papille unmittelbar überziehen, protoplasmatisch bleiben und das Muttergewebe, die Haarzwiebel (*hz*), darstellen, durch deren Vermittlung das Weiterwachsen der Haare geschieht. Die Zellen der Haarzwiebel, die sich durch Theilung lebhaft vermehren, setzen sich von unten an den erst gebildeten Theil des Haares an und tragen, indem sie verhornen, zu seiner Vergrösserung bei.

Das auf der Papille sich entwickelnde Haar liegt anfangs ganz in der Haut verborgen und wird ringsum von den Epithelzellen des Zapfens umhüllt, an dessen Grund die erste Anlage vor sich gegangen ist. Aus dieser Umhüllung leiten sich die äussere und die innere Wurzelscheide her (Fig. 260 *C* u. *D a.w* u. *i.w*). Von ihnen besteht die äussere (*a.w*) aus kleinen protoplasmatischen Zellen und geht nach aussen in die Schleimschicht der Epidermis *(schl)* und am entgegengesetzten Ende in die Haarzwiebel *(hz)* continuirlich über. In der inneren Wurzelscheide (*i.w*) nehmen die Zellen eine gestreckte Form an und verhornen.

In Folge des von der Zwiebel ausgehenden Wachsthums werden die jungen Haare allmählich nach der Oberfläche der Epidermis zu emporgeschoben und beginnen beim Menschen am Ende des fünften Monats nach aussen hervorzubrechen (Fig. 260 *D. ha'*). Sie treten immer mehr, schon beim Embryo, über die Hautoberfläche nach aussen hervor und bilden an manchen Stellen der Haut, wie namentlich am Kopf, einen ziemlich dichten Ueberzug. Wegen ihrer geringeren Grösse und ihrer Feinheit, und da sie nach der Geburt bald ausfallen, werden sie als Wollhaar oder Lanugo bezeichnet.

Jedes Haar ist eine vergängliche Bildung von kurz zugemessener Lebensdauer. Es fällt nach einiger Zeit aus und wird durch ein neues ersetzt. Schon während des embryonalen Lebens beginnt dieser Process. Die ausfallenden Haare gerathen dann in das Amnionwasser, und indem sie mit diesem vom Embryo verschluckt werden, machen sie mit einen Bestandtheil des im Darmcanal sich ansammelnden Kindspechs aus. Ein stärkerer Wechsel findet beim Menschen gleich nach der Geburt statt mit dem Ausfall der Wollhaare, die an manchen Stellen des Körpers durch eine kräftigere Behaarung ersetzt werden. Bei den Säugethieren zeigt das Ausfallen und die

Neubildung der Haare eine gewisse Periodicität, welche von der wärmeren und kälteren Jahreszeit abhängig ist. So entwickelt sich bei ihnen ein Sommer- und ein Winterpelz. Auch beim Menschen wird der Haarwechsel, wenn auch in einer minder auffälligen Weise, von den Jahreszeiten beeinflusst.

Das Ausfallen eines Haares wird durch Veränderungen des auf der Papille aufsitzenden als Zwiebel bezeichneten Theiles eingeleitet. Der Vermehrungsprocess der Zellen, durch welchen die Anbildung neuer Hornsubstanz geschieht, hört auf; das ausfallende Haar löst sich von seinem Mutterboden ab und sieht am unteren Ende wie zerfasert aus, wird aber noch durch die fest anschliessenden Wurzelscheiden im Haarbalg so lange zurückgehalten, bis es gewaltsam herausgerissen oder durch das an seine Stelle tretende Ersatzhaar nach aussen herausgedrängt wird.

Ueber die Entwicklungsweise der Ersatzhaare gehen die Ansichten der Forscher noch auseinander. Strittig ist namentlich der eine Punkt, ob das junge Haar sich auf einer ganz neuen Papille (Stieda, Feiertag) oder wieder auf der alten anlegt (Langer, v. Ebner), oder ob sowohl das eine als das andere vorkommt (Kölliker, Unna). Mir scheint das erstere der Fall zu sein und das Ausfallen der Haare durch eine Atrophie ihrer Papillen bedingt zu werden. Während der sich langsam vollziehenden Rückbildungsprocesse, vielleicht schon vor Eintritt derselben, leitet sich der Ersatz ein, indem an einer Stelle der äusseren Wurzelscheide, die ja aus protoplasmareichen Zellen besteht, lebhaftere Zellvermehrungen stattfinden und einen neuen Zapfen bilden, der vom Grund der alten Haaranlage aus tiefer in die Lederhaut eindringt. Am blinden Ende dieses secundären Haarkeims entwickelt sich dann von der Lederhaut her eine neue Papille, auf welcher sich das junge Haar mit seinen Scheiden neben und unter dem alten in der früher beschriebenen Weise anlegt. Wenn es mehr in die Länge zu wachsen beginnt, drängt es gegen das über ihm gelegene alte Haar an, schiebt es aus seinen Scheiden nach aussen hervor, bis es ausfällt, und nimmt schliesslich selbst seine Stelle ein.

Nach dieser Darstellung würde zwischen Haar- und Zahnwechsel eine grosse Aehnlichkeit herrschen, insofern in beiden Fällen von der primären Anlage aus secundäre Epithelfortsätze entstehen, an welchen sich die jungen Zahn- oder Haarpapillen anlegen, und insofern die jüngeren die älteren Bildungen durch ihr Wachsthum verdrängen.

Neben der Haarentwicklung von alten Anlagen aus wird auch von manchen Seiten (Götte, Kölliker) noch ein zweiter Bildungsmodus, den man als directen oder primären bezeichnen könnte, angenommen. Auch nach der Geburt sollen sich sowohl bei dem Menschen als bei den Säugethieren Haarkeime in derselben Weise wie beim Embryo direct von der Schleimschicht der Epidermis aus anlegen. Inwieweit, an welchen Orten und bis zu welchem Lebensjahre eine solche directe Haarbildung stattfindet, bedarf noch genauerer, eingehenderer Untersuchungen.

c) Die Nägel.

Ein zweites, durch Verhornung der Oberhaut entstehendes Organ ist der Nagel, welcher in vergleichend-anatomischer Hinsicht den Krallen- und Hufbildungen anderer Säugethiere entspricht. Schon bei

7 Wochen alten menschlichen Embryonen treten Wucherungen der Epidermis an den Enden der Finger auf, die sich durch Kürze und Dicke auszeichnen, ebenso an den Enden der Zehen, die in ihrer Entwicklung immer hinter den Fingern etwas zurück sind. In Folge der Wucherungen entstehen aus lockeren Epidermiszellen zusammengesetzte krallenartige Ansätze, die von HENSEN als Vorläufer der Nägel oder als Urnägel beschrieben worden sind.

An etwas älteren Embryonen der 9ten bis 12ten Woche fand ZANDER die Epidermiswucherung durch eine ringförmige Einsenkung gegen ihre Umgebung abgegrenzt. Sie besteht nach der Lederhaut zu aus einer einfachen Lage grosskerniger Cylinderzellen, welche dem Rete Malpighii entspricht, aus einer zwei- bis dreifachen Lage polygonaler Stachelzellen und einer Hornschicht mit deutlichen, quergestreiften Kernen. Den so durch eine Einsenkung und durch veränderte Beschaffenheit der Zellen markirten Bezirk nennt ZANDER den primären Nagelgrund und lässt ihn am Endglied einen grösseren Theil des Rückens, aber auch eine kleinere ventrale Fläche einnehmen. Er schliesst hieraus, dass die Nägel des Menschen ursprünglich wie die Krallen niederer Wirbelthiere eine endständige Lage an den Zehen und den Fingern besessen und erst secundär auf die dorsale Fläche übergewandert seien. Hieraus erklärt er die Thatsache, dass die Nagelgegend von den ventralen Fingernerven versorgt wird.

Der von ZANDER ausgesprochenen Ansicht einer endständigen Anlage der Nägel pflichtet auch GEGENBAUR bei, tritt aber seiner Annahme einer dorsalwärts vor sich gehenden Verlagerung der Nagelanlage, gestützt auf Untersuchungen von BOAS entgegen. Er unterscheidet in der Entwicklung der Nägel und Krallen zwei Theile (Fig. 261), die dorsal gelegene feste Nagelplatte (*np*) und das sich ventralwärts daran anschliessende Sohlenhorn (*sh*). Von diesen nimmt das letztere

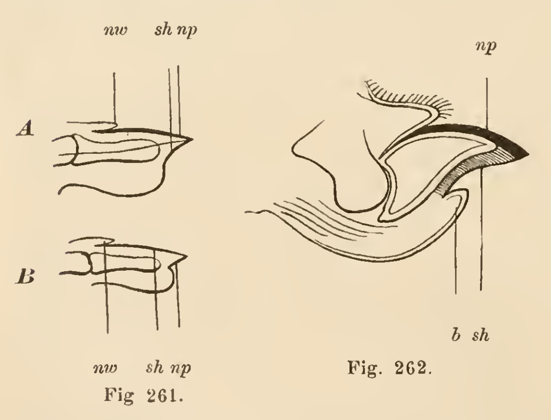


Fig 261.

Fig. 262.

Fig. 261. *A* Längsschnitt durch die Zehe eines Cercopithecus. *B* Längsschnitt durch den zweiten Finger von Macacus ater. Nach GEGENBAUR.
np Nagelplatte; *sh* Sohlenhorn; *nw* Nagelwall.

Fig. 262. Durchschnitt durch die Zehe eines Hundes. Nach GEGENBAUR.
np Nagelplatte; *sh* Sohlenhorn; *b* Ballen.

aus der kleineren ventralen Fläche des primären Nagelgrundes seinen Ursprung. Bei krallen- und huftragenden Wirbelthieren findet es sich in grosser Ausdehnung entwickelt (Fig. 262 *sh*), beim Menschen verkümmert es und ist nur noch in ausserordentlich reducirtem Zustand als Nagelsaum nachweisbar. Darunter versteht man den saumartigen, aus einer Verdickung der Epidermis entstandenen Uebergang des Nagelbettes in die leistentragende Haut der Fingerbeere. Die Nagelplatte

dagegen ist von Anfang an ausschliesslich ein Bildungsproduct der dorsalen Fläche des Nagelgrundes. Es findet daher beim Menschen ebensowenig wie bei anderen Säugethieren ein Dorsalwärtswandern der endständigen Nagelanlage, sondern nur ein Verkümmern ihres ventralen Abschnitts statt, welcher das sonst besser ausgebildete Sohlenhorn liefert.

Was nun die näheren Vorgänge der Entwicklung der Nagelplatte betrifft, so ist dieselbe bei vier Monate alten menschlichen Embryonen als eine dünne Lage platter, verhornter, fest zusammenhängender Zellen auf der dorsalen Fläche des primären Nagelgrundes oder auf dem Nagelbett nachweisbar. Hier ist sie von der Schleimschicht, welcher sie unmittelbar aufliegt, gebildet worden, wird aber eine Zeit lang noch von der dünnen Hornschicht, wie sie an der Oberhaut überall vorhanden ist, überzogen. Dieser Ueberzug, das Eponychium Unna's, geht erst am Ende des fünften Monats verloren. Doch sind schon einige Wochen vorher die Nägel, trotz ihres Ueberzuges, an ihrer weissen Farbe gegenüber der röthlichen oder dunkelrothen Farbe der umgebenden Haut leicht erkennbar. Dadurch dass sich von der Schleimschicht des Nagelbettes neue Zellen von unten und vom hinteren Rande her ansetzen, wächst die Nagelplatte, verdickt sich und wird grösser. Sie wird jetzt von hinten nach vorn über das Nagelbett vorgeschoben und beginnt über dasselbe vom siebenten Monat an mit freiem Rande hervorzuragen.

Hiermit hat der Nagel im Wesentlichen Aussehen und Beschaffenheit wie beim Erwachsenen erhalten. Bei Neugeborenen besitzt er einen über die Fingerbeere weit vorspringenden Rand, welcher weil embryonal früher angelegt, sowohl viel dünner als auch schmäler ist als der später gebildete, auf dem Nagelbett ruhende Theil. Der Randtheil wird daher nach der Geburt bald abgestossen.

d) Die Drüsen der Haut.

Die sich durch Einstülpung anlegenden drüsigen Bildungen des Hornblattes sind dreifacher Art: Talgdrüsen, Schweissdrüsen und Milchdrüsen. Sie alle entstehen durch Wucherungen der Schleimschicht, welche sich als solide Zapfen in die Lederhaut einsenken und dann sich entweder nach dem tubulösen oder dem acinösen Typus weiter entwickeln.

Nach dem tubulösen Typus legen sich die Schweiss- und Ohrenschmalzdrüsen an. Dieselben beginnen vom fünften Monat an von der Schleimschicht aus in die Lederhaut einzudringen, im siebenten Monat erhalten sie eine kleine Höhlung im Innern, winden sich in Folge vermehrten Längenwachsthums und krümmen sich namentlich an ihrem Ende ein, womit die erste Anlage des Knäuels gegeben ist.

Talg- und Milchdrüsen sind acinöse Drüsen. Die ersteren entwickeln sich entweder direct von der Epidermis aus, wie z. B. am rothen Lippenrand, an der Vorhaut und an der Eichel des Penis, oder sie stehen im engen Zusammenhang mit den Haaren, was das gewöhnliche Verhältniss ist. In diesem Fall legen sie sich als solide Verdickungen der äusseren Wurzelscheide nahe am Ausgang der Haartasche an, noch ehe die Haare vollständig ausgebildet sind (Fig. 260 *C, D, td*); zuerst besitzen sie eine Flaschenform, dann treiben sie ein-

zelne seitliche Sprossen, die sich an ihren Enden kolbenartig erweitern. Eine Höhlung erhält die Drüse dadurch, dass die im Innern der Canäle gelegenen Zellen verfetten, zerfallen und als Secret nach aussen entleert werden.

Von grösserem Interesse ist die Entwicklung der Milchdrüsen, welche umfangreichere und mit einer wichtigen Function betraute, der Classe der Säugethiere eigenthümliche Organe darstellen. Von den zahlreichen Arbeiten, die über sie erschienen sind, haben besonders die vergleichend-anatomischen Untersuchungen GEGENBAUR's zu werthvollen Ergebnissen geführt. An die Spitze der Betrachtung stelle ich gleich den für die weitere Beurtheilung der Befunde wichtigen Satz, dass jede Milchdrüse beim Menschen nicht ein einfaches Organ etwa wie eine Ohr- oder Unterkieferspeicheldrüse mit einem einfachen Ausführgang, sondern ein grösserer Drüsencomplex ist. Ihre erste Anlage ist beim menschlichen Embryo am Ende des zweiten Monats als eine auf der linken und der rechten Brustseite erscheinende, erhebliche Verdickung der Epidermis (Fig. 263) beobachtet worden. Entstanden ist dieselbe besonders durch eine Wucherung der Schleimschicht, welche sich als halbkugeliger Höcker (*df*) in die Lederhaut eingesenkt hat. Aber auch in der Hornschicht gehen später Veränderungen vor sich, indem sich dieselbe verdickt und als Hornpfropf in die Wucherung der Schleimschicht hineinragt. Gewöhnlich findet sich auf der Mitte der ganzen Epithelanlage eine kleine Grube (*g*).

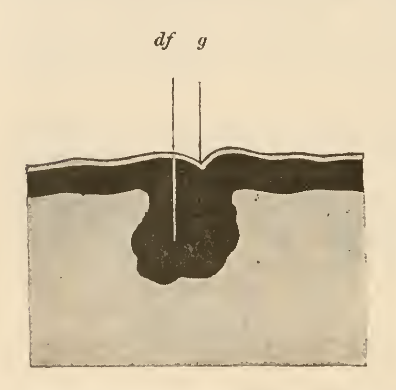


Fig. 263. Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse eines weiblichen menschlichen Embryos von 10 cm Länge. Nach HUSS.
df Anlage des Drüsenfeldes; *g* kleine Grube auf demselben.

Die zuerst auftretende Wucherung der Epidermis stellt nun nicht etwa, wie von REIN angenommen wird, die erste Anlage des Drüsenparenchyms selbst dar, sie entspricht also nicht den Epithelzapfen, die sich bei der Entwicklung der Schweiss- und Talgdrüsen in die Lederhaut einsenken. Denn der weitere Verlauf der Entwicklung und namentlich das vergleichend anatomische Studium lehrt, dass sich durch die Verdickung der Epidermis nur eine Hautstrecke frühzeitig abgrenzt, welche sich später zum Warzenhof und zur Papille umgestaltet und aus deren Boden erst die einzelnen Milch liefernden Drüsen hervorsprossen.

Die Richtigkeit dieser Ansicht ergiebt sich aus folgenden Veränderungen: Bei älteren Embryonen hat sich die als linsenförmige Verdickung erscheinende Wucherung der Epidermis nach der Peripherie vergrössert und dabei abgeflacht (Fig. 264 *df*). Nach aussen wird sie zugleich schärfer abgegrenzt dadurch, dass am oberen Rand sich die Lederhaut verdickt und zu einem Wall (Cutiswall) (*dw*) nach aussen erhoben hat. Die ganze Anlage stellt mithin jetzt eine flache Einsenkung (*df*) der Haut dar, für welche der Name Drüsenfeld ein sehr passender ist. Es wachsen nämlich frühzeitig aus der Schleimschicht desselben solide Sprossen (*dg*) in die Lederhaut hinein, in ähn-

licher Weise wie an anderen Stellen aus der Epidermis die Talgdrüsen entstehen. Im siebenten Monat sind sie schon sehr deutlich entwickelt und strahlen von der grubenförmigen Vertiefung nach unten und seitlich aus. Bis zur Geburt nimmt ihre Zahl zu und bedecken sich die

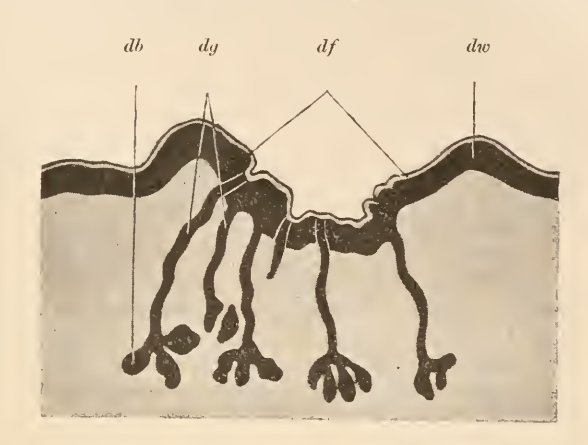


Fig. 264. Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse von einem menschlichen, weiblichen Embryo von 32 cm Länge. Nach Huss.

df Drüsenfeld; *dw* Drüsenwall; *dg* Drüsenausführgang; *db* Drüsenbläschen.

grösseren von ihnen mit soliden seitlichen Knospen (*db*). Jeder Spross ist die Anlage einer Milch bereitenden Drüse, die sich mit einer besonderen Mündung auf dem Drüsenfeld (*df*) öffnet; jede ist in morphologischer Hinsicht, wenn auch ihre Function eine andere geworden ist, mit einer Talgdrüse zu vergleichen.

Der Name Drüsenfeld ist auch darum ein recht passend gewählter, weil er an die ursprünglichen Verhältnisse der Monotremen eine Anknüpfung bietet. Bei diesen Thieren nämlich findet man nicht wie bei den höher entwickelten Säugethieren einen schärfer gesonderten, einheitlichen Milchdrüsencomplex, sondern anstatt desselben eine etwas vertiefte, sogar mit kleinen Haaren versehene Hautstrecke, auf welcher einzelne kleine Drüsen vertheilt sind, deren Secret von den sehr unreif geborenen Jungen mit der Zunge aufgeleckt wird.

Bei den übrigen Säugethieren werden die vereinzelt auf dem Drüsenfeld ausmündenden Drüsen zu einem einheitlichen Apparat verbunden, indem sich eine Einrichtung entwickelt, die zum besseren Säugen der Jungen dient, nämlich eine Papille oder Zitze, welche alle Drüsenausführgänge in sich einschliesst und vom Mund des gesäugt werdenden Thieres umfasst wird. Beim Menschen beginnt ihre Entwicklung nach der Geburt. Das vom Cutiswall umsäumte Drüsenfeld, welches vor der Geburt zu einer Grube vertieft war, flacht sich jetzt ab, bis es in einem Niveau mit der benachbarten Haut liegt. Von dieser ist es in Folge grösseren Blutgefässreichthums und wegen der dünneren Beschaffenheit seiner Epidermis durch eine mehr röthliche Färbung unterschieden Dann erhebt sich während der ersten Lebensjahre die Mitte des Drüsenfeldes mit den daselbst dicht bei einander zur Ausmündung gelangenden Ausführgängen (Ductus lactiferi) mehr in die Höhe und wird, indem sich noch glatte Muskelfasern in grösserer Menge in der Lederhaut anlegen, zur Saugwarze; der übrige Theil des Feldes bis zum Cutiswall wird zum Warzenhof (Areola mammae). Im weiblichen Geschlecht gehen diese Umbildungen etwas frühzeitiger als im männlichen vor sich.

Bald nach der Geburt kommt es zu Veränderungen in dem noch spärlich ausgebildeten Drüsengewebe. Es tritt eine vorübergehende, mit grösserem Blutandrang verbundene Anschwellung der Brustdrüsen ein und durch Druck auf dieselben lässt sich eine geringe Quantität milchartiger Flüssigkeit, die sogenannte Hexenmilch, auspressen. Nach Kölliker hängt ihre Bildung damit zusammen, dass die ursprünglich solid angelegten Drüsengänge um diese Zeit eine Höhlung gewinnen, indem die central gelegenen Zellen verfetten, sich auflösen und in einer Flüssigkeit suspendirt nach aussen entleert werden. Nach Untersuchungen von Barfurth dagegen wäre die sogenannte Hexenmilch Neugeborener das Product einer echten vorübergehenden Secretion und nach ihren morphologischen wie chemischen Bestandtheilen der eigentlichen Frauenmilch gleichartig.

Nach der Geburt bilden sich zwischen beiden Geschlechtern in der Beschaffenheit der Milchdrüse grosse Unterschiede aus. Während beim Mann das Drüsenparenchym in seiner Entwicklung stehen bleibt, beginnt es beim Weibe, besonders zur Zeit der Geschlechtsreife und mehr noch nach Eintritt einer Schwangerschaft zu wuchern. Aus den zuerst angelegten Drüsenausführgängen sprossen zahlreichere hohle Seitenzweige hervor, die sich mit hohlen, von einem einschichtigen Cylinderepithel ausgekleideten Drüsen-Bläschen (Acini) bedecken. Gleichzeitig entwickeln sich in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsenläppchen reichliche Inseln von Fettzellen. In Folge dessen schwillt die Gegend, an welcher sich der Milchdrüsencomplex angelegt hat, zu einem mehr oder minder weit nach aussen hervortretenden Hügel (der Mamma) an.

Zusammenfassung.

1) Die Entwicklung der Haare wird bei menschlichen Embryonen dadurch eingeleitet, dass sich Fortsätze von der Schleimschicht der Oberhaut, die Haarkeime, in die Tiefe senken.

2) Am Grund der Haarkeime legt sich durch Wucherung des Bindegewebes die blutgefässführende Haarpapille an.

3) Der epitheliale Haarkeim sondert sich:

a) durch Verhornung eines Theils der Zellen in ein junges Haar,

b) in eine lebhaft wuchernde, zwischen dem Haarschaft und der Papille gelegene Zellschicht, in die Haarzwiebel, welche das Material zum Wachsthum des Haares liefert,

c) in die äussere und die innere Wurzelscheide.

4) Um den epithelialen Theil der Haaranlage bildet sich der Haarbalg aus dem umgebenden Bindegewebe.

5) Die Nägel des Menschen und die Krallen anderer Säugethiere entwickeln sich aus einer dorsalen Anlage, der Nagelplatte, und einer ventralen Anlage, dem Sohlenhorn.

6) Das Sohlenhorn verkümmert beim Menschen bis auf den Nagelsaum.

7) Die zuerst gebildete, dünne Nagelplatte wird eine Zeit lang noch von einer Schicht verhornter Zellen, dem Eponychium, überzogen, das im 5. Monat beim Menschen abgestossen wird.

8) Die Milchdrüse ist ein Complex acinöser Drüsen.

9) Zuerst entsteht eine Verdickung der Schleimschicht der Oberhaut und wandelt sich in das später durch einen Wall von der Umgebung abgesetzte und etwas vertiefte Drüsenfeld um.

10) Vom Grund des Drüsenfeldes wachsen die Anlagen acinöser Drüsen in grösserer Anzahl hervor.

11) Nach der Geburt erhebt sich das die Drüsenausführgänge enthaltende Drüsenfeld über die Hautoberfläche hervor und wandelt sich in die Brustwarze nebst dem Warzenhof um.

12) Nach der Geburt wird vorübergehend eine geringe Menge milchartiger Flüssigkeit, die Hexenmilch, abgesondert.

Literatur.

1) Entwicklung des Nervensystems.

Ahlborn. *Ueber die Bedeutung der Zirbeldrüse. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie.* 40. *Bd.* 1884.

R. Altmann. *Bemerkungen zur Hensen'schen Hypothese von der Nervenentstehung. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Physiolog. Abth.* 1885.

Balfour. *On the development of the spinal nerves in Elasmobranch fishes. Philosoph. Transactions. Bd.* 166. 1876.

Derselbe. On the spinal nerves of Amphioxus. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XX. 1880.

J. Beard. *The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida. Quart. journ. of micr. science.* 1885. *Vol. XXVI.*

Bedot. *Recherches sur le développement des nerfs spinaux chez les Tritons. (Recueil zool. suisse* 1884.) *Desgleichen als Dissertation Genève* 1884 *erschienen.*

E. Béraneck. *Etude sur les replis médullaires du poulet. Recueil zoologique suisse. T. IV.*

Derselbe. Recherches sur le développemeut des nerfs crâniens chez les Lézards. Recueil zool. Suisse. I.

A. Ecker. *Zur Entwicklungsgeschichte der Furchen und Windungen der Grosshirnhemisphären im Foetus des Menschen. Archiv f. Anthropologie.* 1868. *Bd. III.*

E. Ehlers. *Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Band XXX. Suppl.*

Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Auf Grund entwicklungsgesch. Untersuchungen dargestellt. Leipzig.* 1876.

August Froriep. *Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus u. Vagus etc. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1885.

Derselbe. Ueber ein Ganglion des Hypoglossus u. Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1882.

Goronowitsch. *Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen, nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter u. der Chorda bei Salmoniden. Morphol. Jahrb. Bd. X.*

V. Hensen. *Zur Entwicklung des Nervensystems. Virchow's Archiv. Bd. XXX.* 1864.

Derselbe. Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. IV.

Derselbe. Beitrag zur Morphologie der Körperformen und des Gehirns des menschlichen Embryos. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. 1877.

Oscar Hertwig *u.* **Richard Hertwig.** *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Monographisch dargestellt. Leipzig* 1878.

His. *Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abh. d. math.-physik. Classe d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. Nr. VI. Bd. XIII.* 1886.

Derselbe. Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Jahrg. 1879.

Derselbe. Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.

J. Kollmann. *Die Entwicklung der Adergeflechte. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Leipzig.* 1861.

W. Krause. *Ueber die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morphol. Jahrb. Bd. VII.*

Richard Kraushaar. *Die Entwicklung der Hypophysis u. Epiphysis bei Nagethieren. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd.* 41. *(Siehe vollständiges Verzeichniss der Literatur.)*

Kupffer. *Primäre Metamerie des Neuralrohrs der Vertebraten. Sitzungsberichte der k. bair. Academie. München. Bd. XV.*

L. Löwe. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Nervensystems der Säugethiere u. des Menschen. Berlin.* 1880.

Milnes Marshall. *The development of the cranial nerves in the Chick. Quarterly journal of microscop. science. Volume XVIII. New Series.* 1878.

Derselbe. On the early stages of development of the nerves in birds. Journal of anat. and physiol. 1877. *Bd. XI.*

Derselbe. On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs. Quart. journal of microscop. science. Vol. XXI. 1881.

v. Mihalkovics. *Wirbelsaite und Hirnanhang. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XI.* 1875.

Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Nach Untersuchungen an höheren Wirbelthieren und dem Menschen dargestellt. Leipzig 1877. *(Siehe Verzeichniss der älteren Literatur.*

W. Müller. *Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis u. des Processus infundibuli cerebri Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.* 1871.

Onodi. *Ueber die Entwicklung des sympath. Nervensystems. Arch. f. mikrosk. Anat. XXVI.* 1886.

Derselbe. Ueber die Entwicklung der Spinalganglien und der Nervenwurzeln. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Histologie. I.

H. F. Osborn. *The origin of the corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the Vertebrata. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XII.* 1887.

Rabl. *Bemerkung über die Segmentirung des Hirns. Zoologischer Anzeiger. VIII. Jahrgang.* 1885. *pag* 192.

Rabl-Rückhard. *Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1882.

Derselbe. Das Grosshirn der Knochenfische u. seine Anhangsgebilde. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1883.

Derselbe. Das gegenseitige Verhältniss der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen etc. Morpholog. Jahrbuch. Bd. VI. 1880.

H. Rathke. *Ueber die Entstehung der Glandula pituitaria. Archiv f. Anat. u. Physiol. Bd. V.* 1838.

Reichert. *Der Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig.* 1859 *u.* 1861.

Sagemehl. *Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven. Dorpat.* 1882.

F. Schmidt. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Zeitschrift f. wiss. Zool. Vol. XI.* 1862.

G. Schwalbe. *Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. XIII.* 1879.

Derselbe. Lehrbuch der Neurologie. Erlangen. 1880.

Baldwin Spencer. *On the presence and structure of the pineal eye in Lacertilia. Quarterly journal of microscopical science. N. S. Vol. XXVII.* 1886.

Suchannek. *Ein Fall von Persistenz des Hypophysenganges. Anatomischer Anzeiger. II. Jahrg. No.* 16. 1887.

Fr. Tiedemann. *Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Foetus des Menschen. Nürnberg.* 1816.

J. W. v. Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam.* 1882.

2) Entwicklung des Auges.

A. Angelucci. *Ueber Entwicklung und Bau des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIX.*

Jul. Arnold. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Heidelberg.* 1874.

Babuchin. *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Auges. Würzburger Verhandl. Bd. IV.*

Bambeke. *Contribution à l'histoire du développment de l'oeil humain. Annales de la société de médecine de Gand.* 1879

v. Ewetsky. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Archiv f. Augenheilkunde Bd.* 8. 1879.

Gottschau. *Zur Entwicklung der Säugethierlinse. Anatomischer Anzeiger. Erster Jahrgang.* 1886.

Fr. Keibel. *Zur Entwicklung des Glaskörpers. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat Abth* 1886.

Kessler. *Untersuchungen über die Entwicklung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Dissertation. Dorpat.* 1871.

Derselbe. Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig. 1877.

Kölliker. *Ueber die Entwicklung der Linse. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. VI.* 1855.

Derselbe. Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorganes menschlicher Embryonen. Zum Jubiläum der Universität Zürich Würzburg. 1883.

Alexander Korányi. *Beiträge zur Entwicklung der Krystalllinse bei den Wirbelthieren. Internationale Monatsschrift f Anatomie u. Histologie. Bd. III* 1886.

Kupffer. *Untersuchungen über die Entwicklung des Augenstiels Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morphologie u. Physiologie in München. I.*

N. Lieberkühn. *Ueber das Auge des Wirbelthierembryos. Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften zu Marburg. Bd.* 10. 1872.

Derselbe. Zur Anatomie des embryonalen Auges. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften zu Marburg. 1877.

Derselbe. Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Anat. Abtheil. Jahrgang 1879.

Manz. *Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe u. Saemisch. Handbuch d. Augenheilkunde. Bd. II.*

v. Mihalkovics. *Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI.* 1875.

W. Müller. *Ueber die Stammesentwicklung des Schorgans der Wirbelthiere. Festgabe an Carl Ludwig. Leipzig.* 1874.

Rumschewitsch. *Zur Lehre von der Entwicklung des Auges. Schriften d. Gesellschaft d. Naturf. in Kiew. Bd. V. Heft* 2. *Russisch.*

A. Würzburg. *Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierauges. Inauguraldissertation der Berliner Universität.* 1876.

3) Entwicklung des Gehörorgans.

A. Boettcher. *Ueber Entwicklung u. Bau des Gehörlabyrinths. Nach Untersuchungen an Säugethieren. Verhandl. d. Kaiserl. Leop.-Carol. Acad. Bd.* 35.

W. His. *Anatomie menschlicher Embryonen.*

G. Gradenigo. *Die embryonale Anlage der Gehörknöchelchen u. des tubo-tympanalen Raumes. Centralbl. f. d. med. Wiss.* 1886. *No.* 35.

Derselbe. Die embryonale Anlage des Mittelohres. Die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Medicinische Jahrbücher. Jahrg. 1887.

Hasse. *Die vergleich. Morphologie u. Histologie d. häutigen Gehörorgans der Wirbelthiere. Leipzig.* 1873.

Hensen. *Zur Morphologie der Schnecke. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Vol. XIII.* 1863.

C. K. Hoffmann. *Ueber die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii u. des Cavum tympani. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd.* 23. 1884.

Huschke. *Ueber die erste Bildungsgesch. d. Auges u. Ohres beim bebrüteten Hühnchen. Isis von Oken* 1831 *Ste* 950 *u. Ueber die erste Entwickelung des Auges. Meckel's Archiv.* 1832.

Moldenhauer. *Zur Entwicklung des mittleren u. äusseren Ohres. Morpholog. Jahrbuch. Vol. III.* 1877.

C. v. Noorden. *Die Entwicklung des Labyrinths bei Knochenfischen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1883.

Reissner. *De Auris internae formatione. Inaug.-Diss. Dorpat.* 1851.

E. Rosenberg. *Untersuchungen über die Entwickl. d. Canalis cochlearis d. Säugethiere. Dorpat.* 1868. *Diss.*

Tuttle. *The relation of the external meatus, tympanum and Eustachian tube to the first visceral cleft. Proc. American acad. arts and sc.* 1883/84.

Urbantschitsch. *Ueber die erste Anlage d. Mittelohres u. d. Trommelfelles. Mitth. a. d. embryol. Institut Wien. Heft I.* 1877.

4) Entwicklung des Geruchsorgans.

J. Blaue. *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien etc Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth.* 1884.

G. Born. *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II.* 1876.

Derselbe. Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879 *u. Bd. VIII.* 1883.

Dürsy. *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Tübingen.* 1869.

R. Fleischer. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Jacobson'schen Organs und zur Anatomie der Nase. Sitzungsberichte d. physical.-med. Societät zu Erlangen.* 1877.

A. Kölliker. *Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Festschrift der Schweizerischen Universität Zürich zur Feier ihres 50jährigen Jubiläums gewidmet. Würzburg.* 1883.

Derselbe. Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen. Gratulationsschrift der Würzb. Medic. Facultät für Rinecker. 1877.

Th. Kölliker. *Ueber das Os intermaxillare des Menschen etc. Nova acta. Halle.* 1882.

Legal. *Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. VIII.* 1883.

Derselbe. Zur Entwicklungsgeschichte des Thränennasengangs bei Säugethieren. Inaug.-Diss. Breslau.

Milnes Marshall. *The Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XIX. New Series.* 1879.

5) Entwicklung der Haut und ihrer Organe.

Barfurth. *Zur Entwicklung der Milchdrüse. Bonn (Habicht).* 1882.

Dr. J. E. V. Boas. *Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugethiere. Morphologisches Jahrbuch. Bd. IX.* 1884.

C. Creighton. *On the development of the mamma and of the mammary function. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XI.*

Feiertag. *Ueber die Bildung der Haare. Inaug.-Diss. Dorpat.* 1875.

C. Gegenbaur. *Zur Morphologie des Nagels. Morpholog. Jahrbuch. Bd. X.* 1885.

Götte. *Zur Morphologie der Haare. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. IV.*

Hensen. *Beitrag zur Morphologie der Körperform und des Gehirns des menschlichen Embryos. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Anatom. Abth. Leipzig.* 1877.

M. Huss. *Beiträge zur Entwicklung der Milchdrüsen bei Menschen und bei Wiederkäuern. Jenaische Zeitschrift. Vol. VII.* 1873.

Hermann Klaatsch. *Zur Morphologie der Säugethier-Zitzen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. IX.* 1884.

Th. Kölliker. *Beiträge zur Kenntniss der Brustdrüse. Würzburger Verhandl. N. F. Bd. XIV.* 1879.

A. Kölliker. *Zur Entwicklungsgeschichte der äussern Haut. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. II.*

C. Langer. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Milchdrüsen. Denkschriften der K. Akad. d. Wiss. Wien. Vol. III.* 1851.

G. Rein. *Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XX u. XXI.* 1882.

Reissner. *Beiträge zur Kenntniss der Haare des Menschen und der Thiere. Breslau* 1854.

C. Toldt. *Ueber die Altersbestimmung menschlicher Embryonen. Prager med. Wochenschrift.* 1879.

P. Z. Unna. *Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XII.* 1876.

R. Zander. *Die frühesten Stadien der Nagelentwicklung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Jahrgang* 1884.

SIEBZEHNTES CAPITEL.

Die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

Schon im ersten Theil des Lehrbuchs sind die Gründe angegeben worden, welche es nothwendig erscheinen lassen, ausser den vier epithelialen Keimblättern noch ein besonderes Zwischenblatt oder Mesenchym zu unterscheiden. Diese Unterscheidung rechtfertigt sich auch durch den weiteren Fortgang der Entwicklung. Denn alle die verschiedenen Gewebe und Organe, welche sich von dem Zwischenblatt ableiten, lassen auch später noch in vielfacher Weise ihre enge Zusammengehörigkeit erkennen. In histologischer Hinsicht fasst man ja schon lange die verschiedenen Arten der Bindesubstanzen und das Blut als eine Gewebsfamilie auf. Das Blut hat man geradezu als verflüssigte Bindesubstanz bezeichnet.

Es wird mein Bestreben sein, die Zusammengehörigkeit der Organe des Zwischenblatts und das für sie in morphologischer Hinsicht Characteristische mehr, als es bisher in Lehrbüchern geschehen ist, zum Ausdruck zu bringen, auch in formeller Hinsicht dadurch, dass ich sie in einem Hauptabschnitt zusammenfasse und von den Organen des inneren, mittleren und äusseren Keimblattes getrennt bespreche.

Ursprünglich ist die Aufgabe des Zwischenblatts, was namentlich bei niederen Thierstämmen, wie bei den Cölenteraten, auf das deutlichste hervortritt, eine Füll- und Stützmasse zwischen den Epithelblättern zu bilden. Daher steht es auch in seiner Ausbreitung zu diesen in enger Abhängigkeit. Wenn die Keimblätter sich nach aussen in Falten erheben, dringt es zwischen die Faltenblätter als Stützlamelle mit ein; wenn die Keimblätter nach innen sich einfalten, nimmt es die sich sondernden Theile auf, wie bei den Wirbelthieren das Nervenrohr, die quergestreiften Muskelmassen, das secretorische Drüsenparenchym, Augenbecher und Hörbläschen, und liefert ihnen eine besondere sich ihnen anpassende Umhüllung (Hirnhäute, Perimysium, Bindesubstanz der Drüsen). In Folge dessen gestaltet sich auch das Zwischenblatt zu einem ausserordentlich complicirten Gerüste in demselben Maasse um, als die Keimblätter durch Aus- und Einfaltung und Abschnürung einzelner Theile in reicherer Weise gegliedert und in die verschiedensten Organe zerlegt werden.

Die so erzeugte Form des Zwischenblattes ist secundärer Natur, denn sie ist abhängig von der Umbildung der Keimblätter, an welche sie sich auf das engste anschliesst. Ausserdem aber gewinnt das Zwischenblatt bei allen höheren Organismen, vornehmlich bei den

Wirbelthieren, noch in einer anderen, mehr eigenartigen Weise einen verwickelten Bau, nämlich auf dem Wege histologischer Sonderung oder durch Gewebsmetamorphose. Auf diese Weise giebt es einer grossen Reihe verschiedener Organe, den knorpeligen und knöchernen Skelettheilen, den Fascien, Aponeurosen und Sehnen, den Blutgefässen und Lymphdrüsen etc. den Ursprung.

Es wird daher hier am Platze sein, etwas näher auf das Princip der histologischen Differenzirung einzugehen und namentlich zu untersuchen, in welcher Weise es bei der Entstehung gesonderter Organe im Mesenchym betheiligt ist.

Die ursprünglichste und einfachste Form des Mesenchyms ist das Gallertgewebe. Nicht nur herrscht dasselbe bei niederen Thierstämmen allein vor, sondern es entwickelt sich auch bei allen Wirbelthieren zuerst aus den embryonalen Zellen des Zwischenblattes und ist hier der Vorläufer und die Grundlage für alle übrigen Formen der Stützsubstanz. In einer homogenen, weichen, ganz durchsichtigen Grundsubstanz, welche in chemischer Hinsicht Mucin oder Schleimstoff enthält, daher in warmem Wasser und in Essigsäure nicht quillt, liegen zahlreiche Zellen in kleinen regelmässigen Abständen von einander, schicken nach allen Richtungen reich verzweigte Protoplasmafortsätze aus und treten durch dieselben mit einander in netzförmige Verbindung.

Das Gallertgewebe bleibt bei niederen Wirbelthieren, auch wenn sie ausgewachsen sind, an manchen Orten bestehen; bei den Säugethieren und dem Menschen schwindet es frühzeitig und wandelt sich in zwei höhere Formen der Stützsubstanz, entweder in fibrilläres Bindegewebe oder in Knorpelgewebe um. Das erstgenannte Gewebe entsteht, indem in die gallertige Grundsubstanz von den bald weiter, bald dichter gelegenen Zellen derselben Bindegewebsfasern, die aus Collagen bestehen und beim Kochen Leim geben, ausgeschieden werden. Anfangs spärlich vorhanden, nehmen die leimgebenden Fasern an Masse bei älteren Thieren immer mehr zu. So führen vom Gallertgewebe allmählich Uebergangsformen, die als fötales oder unreifes Bindegewebe bezeichnet werden, zum reifen, fast ausschliesslich aus Fasern und ihren Bildungszellen bestehenden Bindegewebe hinüber. Dieses ist einer sehr mannigfaltigen Verwendung im Organismus fähig, je nachdem seine Fasern sich in verschiedenen Richtungen regellos durchflechten oder parallel zu einander gelagert und zu besonderen Strängen und Zügen angeordnet sind. Dadurch lässt es in Verbindung mit anderen aus den Keimblättern hervorgegangenen Theilen sehr verschiedenartige Organe zu Stande kommen. Hier bildet es eine Grundlage für flächenartig ausgebreitete Epithellagen und erzeugt mit ihnen das aus Epidermis, Lederhaut und subcutanem Bindegewebe zusammengesetzte Integument, die verschiedenen Schleimhäute und die serösen Häute. Dort verbindet es sich mit quergestreiften Muskelmassen, ordnet sich unter dem Zug derselben in parallel angeordnete straffe Faserbündel um und liefert Sehnen und Aponeurosen. Wieder an anderen Orten gestaltet es sich zu festen, bindegewebigen Blättern, die zur Trennung oder Umhüllung von Muskelmassen dienen, zu den Zwischenmuskelbändern und Muskelbinden um.

Das zweite Umwandlungsproduct des primären Mesenchyms, der Knorpel, entwickelt sich in der Weise, dass an einzelnen Stellen das embryonale Gallertgewebe durch Wucherung zellenreicher wird, und dass die Zellen Chondrin oder Knorpelgrundsubstanz zwischen sich

ausscheiden. Die durch den Verknorpelungsprocess entstandenen Theile übertreffen an Festigkeit die übrigen Arten der Stützsubstanz, das gallertige und das leimgebende Zwischengewebe, in erheblicher Weise, sie sondern sich von ihrer weicheren Umgebung schärfer ab und werden vermöge ihrer besonderen physicalischen Eigenschaften zur Uebernahme besonderer Functionen geeignet. Theils dienen die Knorpel zum Offenhalten von Canälen (Knorpel des Kehlkopfes und Bronchialbaums), theils zum Schutze lebenswichtiger Organe, um welche sie eine feste Hülle bilden (knorplige Schädelkapsel, Labyrinthkapsel, Wirbelcanal etc.), theils zur Stütze von Fortsatzbildungen der Körperoberfläche (Extremitätenknorpel, Kiemenstrahlen etc.). Zugleich bieten sie feste Angriffspunkte für die in das Mesenchym eingebetteten Muskelmassen, von denen benachbarte Theile mit ihnen in festere Verbindung treten. Auf diese Weise ist durch histologische Metamorphose ein gesonderter Skeletapparat entstanden, der in demselben Maasse an Complication zunimmt, als er mannigfachere Beziehungen zur Musculatur gewinnt.

Knorpel- und Bindegewebe endlich sind abermals einer histologischen Metamorphose fähig, indem sich aus ihnen unter Abscheidung von Kalksalzen die letzte Form der Stützsubstanz, das Knochengewebe, entwickelt. Es giebt also Knochen, die aus einer knorpeligen, und andere, die aus einer bindegewebigen Grundlage entstanden sind. Mit ihrem Auftreten wird der Skeletapparat bei den Wirbelthieren seiner höchsten Vollendung entgegen geführt.

Wenn schon das Mesenchym durch diese Vorgänge einen ausserordentlich hohen Grad von Gliederung und eine grosse Vielgestaltigkeit erfahren hat, so sind hiermit die histologischen Sonderungsprocesse, die sich in ihm abspielen, gleichwohl noch nicht erschöpft. Um beim Stoffwechsel des Organismus die Vermittlerrolle zu spielen und sowohl den einzelnen Organen die Nahrungssäfte zuzuführen, als auch die bei den chemischen Processen in den Geweben unbrauchbar gewordenen Stoffe, sowie die überschüssigen Säfte wieder wegzuleiten, sind in der gallertigen oder bindegewebigen Grundsubstanz Canäle und Lücken entstanden, in welchen sich gleichsam flüssig gewordenes Gewebe, Blut und Lymphe, fortbewegen. Aus diesen ersten Anfängen ist ein sehr zusammengesetzter Apparat von Organen hervorgegangen. Es haben die grösseren Hohlräume eigenartig gebaute, mit glatten Muskelzellen und elastischen Fasern ausgestattete, dickere Wandungen erhalten, an denen sich drei verschiedene Schichten als Tunica intima, media und adventitia unterscheiden lassen. Ein kleiner Theil der Blutbahn, durch Reichthum an Muskelzellen besonders ausgezeichnet, ist zu einem Fortbewegungsapparat der Flüssigkeit, dem Herzen, geworden. Die in dem Flüssigkeitsstrom des Körpers kreisenden Elementartheile, Blut- und Lymphzellen, bedürfen, je complicirter der Stoffwechsel wird, um so mehr der Erneuerung. Dies führt zur Entstehung besonderer als Brutstätte für Lymphkörperchen dienender Organe. Im Verlauf der Lymphgefässe und Lymphspalten finden an einzelnen Stellen im Bindegewebe besonders intensive Zellenwucherungen statt. Die bindegewebige Gerüstsubstanz nimmt hier die besondere Modification des reticulären oder adenoiden Gewebes an. Der sich bildende Ueberschuss an Zellen tritt in die vorbeifliessende Lymphbahn über. Je nachdem diese lymphoiden Organe einen einfacheren oder zusammengesetzteren Bau aufweisen, werden sie als solidäre und aggregirte Follikel, als Lymphknoten und Milz unterschieden.

Nach diesem kurzen Ueberblick über die Differenzirungsprocesse im Zwischenblatt, welche in erster Reihe histologischer Art sind, wende ich mich zur speciellen Entwicklungsgeschichte der aus ihm hervorgehenden Organsysteme, des Blutgefäss- und des Skeletsystems.

I. Die Entwicklung des Blutgefässsystems.

Ueber die allererste Anlage der Blutgefässe und des Blutes wurde schon im ersten Theil des Lehrbuchs gehandelt. Es wird daher hier unsere Aufgabe sein, uns mit den specielleren Verhältnissen des Gefässsystems zu beschäftigen, mit der Entstehung des Herzens, der Hauptgefässbahnen, mit den besonderen Formen, welche der Kreislauf in den verschiedenen Entwicklungsstadien zeigt und welche von der Ausbildung der embryonalen Hüllen abhängig sind. Ich werde hierbei die ersten grundlegenden Entwickelungsprocesse und die sich anschliessenden Veränderungen, aus denen sich dann der definitive Zustand herausbildet, sowohl für das Herz als das Gefässsystem getrennt besprechen.

A. Die ersten Entwicklungszustände des Gefässsystems.

a) Des Herzens.

Das Gefässsystem der Wirbelthiere lässt sich auf eine sehr einfache Grundform zurückführen, nämlich auf 2 Blutgefässstämme, von denen der eine oberhalb, der andere unterhalb des Darms in der Längsrichtung des Körpers verläuft. Der dorsale Längsstamm, die Aorta, liegt in dem Ansatz des dorsalen Mesenterium, durch welches der Darm an der Wirbelsäule befestigt ist, der andere Stamm dagegen ist in das ventrale Mesenterium eingebettet, soweit überhaupt ein solches bei den Wirbelthieren noch zur Anlage kommt; er bildet sich fast ganz zum Herzen um. Dieses ist daher nichts anderes als ein eigenartig entwickelter, mit besonders starken Muskelwandungen versehener Theil eines Hauptblutgefässes.

In der ersten Anlage des Herzens lassen sich 2 verschiedene Typen unterscheiden, von denen sich der eine bei den Selachiern, Ganoiden, Amphibien und Cyclostomen, der andere bei den Knochenfischen und den höheren Wirbelthieren, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, vorfindet.

Zur Beschreibung des ersten Typus wähle ich als Beispiel die Herz-Entwicklung der Amphibien, über welche erst kürzlich eine genaue Darstellung von Rabl veröffentlicht worden ist.

Bei den Amphibien legt sich das Herz sehr weit vorn am embryonalen Körper, unterhalb des Schlunddarmes oder der Kopfdarmhöhle (Fig. 265 u. 266) an. Bis in diese Gegend dehnt sich die embryonale Leibeshöhle (*lh*) aus und erscheint auf dem Querschnitt zu beiden Seiten der Medianebene als ein enger Spalt. Beide Hälften der Leibeshöhle werden durch ein ventrales Gekröse (*vhg*) von einander getrennt, durch welches die untere Fläche des Schlunddarmes mit der Rumpfwand verbunden ist. Untersuchen wir das ventrale Gekröse genauer, so sehen wir, dass in seiner Mitte die beiden Mittelblätter, aus denen es sich entwickelt hat, auseinanderweichen und einen kleinen Hohlraum (*h*), die

primitive Herzhöhle, hervortreten lassen. Diese wird von einer einfachen Zellenlage umgeben, welche sich später zum inneren Herzhäutchen oder zum Endocard (*end*) entwickelt. Nach aussen davon sind die angrenzenden Zellen des mittleren Keimblattes verdickt, sie liefern das

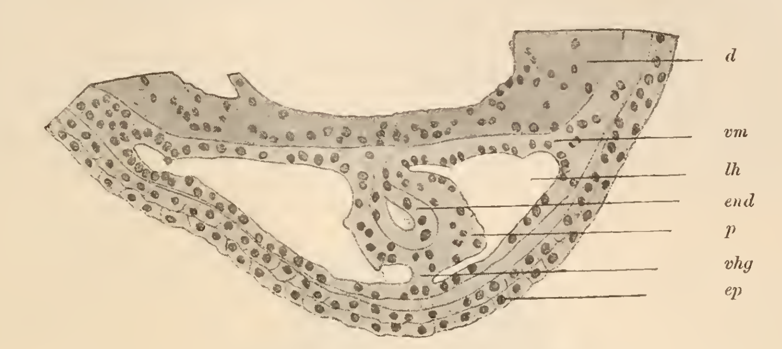


Fig. 265. Querschnitt durch die Herzgegend von einem Embryo von Salamandra maculosa, bei welchem der vierte Schlundbogen angedeutet ist. Nach Rabl.

d Darmepithel; *vm* viscerales Mittelblatt; *ep* Epidermis; *lh* vorderer Theil der Leibeshöhle (Herzbeutelbrusthöhle; *end* Endocard; *p* Pericard; *vhg* vorderes Herzgekröse (Mesocardium anterius).

Material, aus welchem die Herzmusculatur (das Myocard) und die oberflächliche Herzhaut (Pericardium viscerale) entsteht. Oben und unten wird die Herzanlage einerseits an dem Schlunddarm (*d*), andererseits an der Rumpfwand durch den Rest des Gekröses befestigt, der sich als ein dünnes Häutchen erhält. Wir bezeichnen diese beiden Partieen als die Aufhängebänder des Herzens, als hinteres und vorderes Herzgekröse (*h.hg. v.hg*) oder als Mesocardium posterius und anterius. Von einem Herzbeutel ist zu dieser Zeit noch nichts zu sehen, wenn wir nicht als solchen den vorderen Abschnitt der Leibeshöhle bezeichnen wollen, aus welchem sich, wie der weitere Verlauf lehren wird, hauptsächlich der Herzbeutel herleitet[1]).

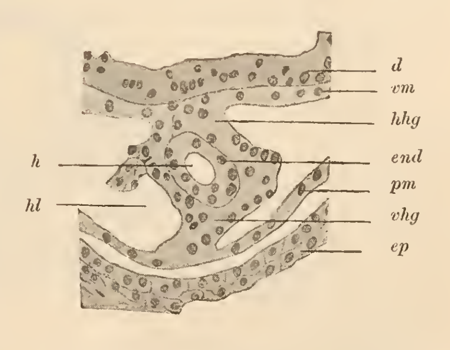


Fig. 266. Querschnitt aus derselben Serie, von der ein Schnitt in Figur 265 dargestellt worden ist. Nach Rabl.

d Darmepithel; *vm, pm* viscerales, parietales Mittelblatt; *hhg, vhg* hinteres, vorderes Herzgekröse; *end* Endocard; *h* Herzhöhle; *lh* vorderer Theil der Leibeshöhle; *ep* Epidermis.

Beim zweiten Typus nimmt das Herz aus 2 getrennten, weit von einander abstehenden Hälften seine Entstehung, wie die Befunde beim Hühnchen und Kaninchen aufs deutlichste lehren.

1) Ueber den Ursprung vom Endothelschlauch des Herzens vergleiche man die auf Seite 140 mitgetheilten Beobachtungen von Götte, Rabl und Rückert und die daran angeknüpfte Beurtheilung derselben.

Beim Hühnchen lassen sich die ersten Spuren der Anlage schon frühzeitig bei Embryonen mit 4—6 Ursegmenten nachweisen. Sie erscheinen hier zu einer Zeit, wo die verschiedenen Keimblätter noch flächenartig ausgebreitet sind, zu einer Zeit, wo erst der vordere Theil der embryonalen Anlage sich als kleiner Kopfhöcker abzusetzen beginnt, und die Kopfdarmhöhle noch in der ersten Entwicklung begriffen ist. Wie schon früher hervorgehoben, entwickelt sich die letztere beim Hühnchen dadurch, dass sich die Darmplatten zusammenlegen und einander entgegenwachsen. Untersucht man nun die Firsten der eben in Bildung begriffenen Darmfalten näher (Fig. 267 *B*), so bemerkt man, dass an

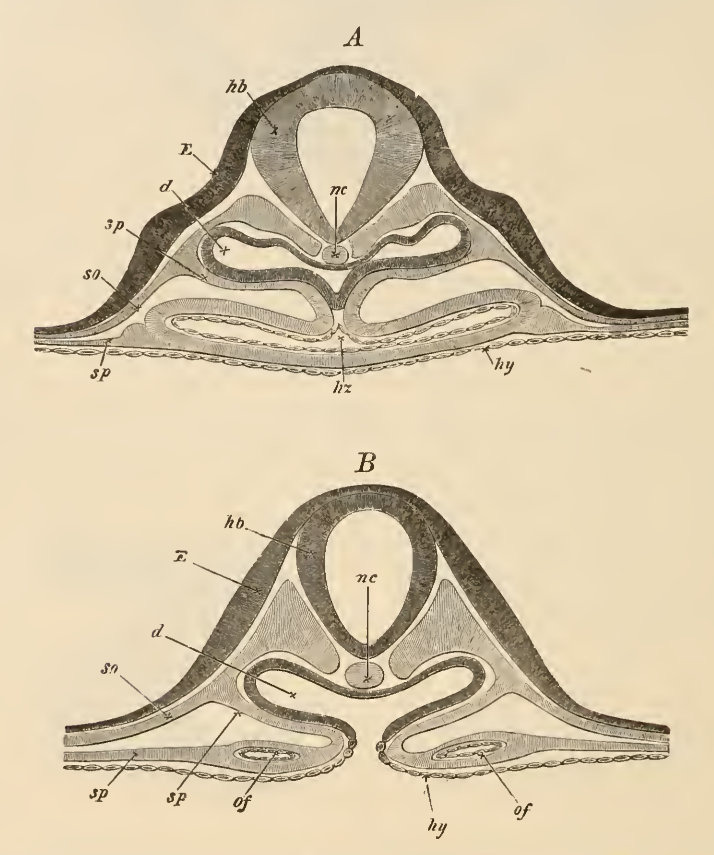


Fig. 267. 2 Schemata, um die Bildung des Herzens beim Hühnchen zu erläutern. Aus BALFOUR.

A älteres, *B* jüngeres Stadium.

hb Hinterhirn; *nc* Chorda; *E* äusseres Keimblatt; *so* Rumpfplatte; *d* Kopfdarmhöhle; *hy* inneres Keimblatt; *hz* Herz; *of* paarige Anlage des Herzens.

denselben das viscerale Mittelblatt etwas verdickt ist, sich aus grösseren Zellen zusammensetzt und von dem Darmdrüsenblatt durch einen wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt wird. In letzterem liegen einige isolirte Zellen, die später eine kleine Höhle, die primitive Herzhöhle (*of*), umgrenzen. Hierbei nehmen die Zellen

eine mehr endotheliale Beschaffenheit an. Während die Darmfalten einander entgegenwachsen, vergrössern sich die beiden Endothelschläuche und treiben den verdickten Theil des visceralen Mittelblattes vor sich her, so dass er einen flachen, wulstartigen Vorsprung in die primitive Leibeshöhle bildet. Diese dehnt sich auch bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere nach vorn in der embryonalen Anlage, gleichwie bei den Amphibien, bis zum letzten Schlundbogen aus, und hat hier den besonderen Namen der Halshöhle oder Parietalhöhle erhalten.

Bei älteren Embryonen haben sich die beiden Darmfalten in der Medianebene mit ihren Firsten getroffen, wobei natürlich auch die beiden Herzschläuche nahe an einander gerückt sind. Es tritt dann ein Verschmelzungsprocess zwischen den entsprechenden Theilen der beiden Darmfalten ein.

Zuerst verschmelzen die Darmdrüsenblätter unter einander. Auf diese Weise entsteht (Fig. 267 *A*) unter der Chorda dorsalis (*nc*) die Kopfdarmhöhle (*d*); sie löst sich vom übrigen Theile des Darmdrüsenblattes (*hy*) ab, welcher dem Dotter aufliegen bleibt und zum Dottersack wird. Unter der Kopfdarmhöhle sind die beiden Herzschläuche nahe zusammengerückt, so dass ihre beiden Hohlräume nur noch durch ihre eigene Endothelwand von einander getrennt werden. Durch Einreissen derselben geht bald aus ihnen ein einfacher Herzschlauch (*hz*) hervor. Derselbe wird nach der Leibeshöhle zu vom visceralen Mittelblatt überzogen, dessen Zellen sich in seinem Bereich durch grössere Länge auszeichnen und die Grundlage für die Muskelsubstanz bilden, während von dem inneren endothelialen Häutchen das Endocard geliefert wird.

Die ganze Herzanlage liegt, wie bei den Amphibien, in einem ventralen Mesenterium, dessen oberer Theil, der vom Herzen zur Kopfdarmhöhle reicht, auch hier als dorsales Herzgekröse oder Mesocardium posterius und dessen unterer ventraler Theil als Mesocardium anterius bezeichnet werden kann. Das letztere bildet sich bei den Hühnerembryonen, sowie sich der Herzschlauch zu verlängern und s-förmig zu krümmen beginnt, sehr frühzeitig zurück.

Aehnliche Befunde liefern Durchschnitte durch 8 und 9 Tage alte Kaninchenembryonen. Bei diesen sind die paarigen Anlagen des Herzens sogar noch früher und deutlicher entwickelt als beim Hühnchen, schon zu einer Zeit, wo das flächenartig ausgebreitete Darmdrüsenblatt sich noch nicht einzufalten begonnen hat. Auf dem Durchschnitt (Fig. 269) sieht man in einem kleinen Bezirk in einiger Entfernung von der Medianebene die Darmplatte von der Rumpfplatte durch einen kleinen Spaltraum (*ph*), welcher das vordere Ende der primitiven Leibeshöhle ist, getrennt. An dieser Stelle ist auch das viscerale Mittelblatt (*ahh*) vom Darmdrüsenblatt (*sw*) etwas abgehoben, so dass es einen Vorsprung in die Leibeshöhle (*ph*) bedingt. Hier entwickelt sich zwischen beiden Blättern ein kleiner Hohlraum, der von einer Endothelmembran (*ihh*) umgeben ist, das primitive Herzsäckchen. Bei ihrem ersten Auftreten liegen die beiden Herzhälften sehr weit auseinander. Sie sind sowohl auf dem bei sehr geringer Vergrösserung gezeichneten Querschnitt (Fig. 268), als auch auf dem Flächenbild eines Kaninchenembryo (Fig. 270) an der mit (*h*) bezeichneten Stelle zu sehen. Später rücken sie in derselben Weise wie beim Hühnchen durch Einfaltung der Darmplatten zusammen und kommen an die untere Seite der Kopfdarmhöhle zu liegen, wo sie verschmelzen und durch ein dorsales und ventrales Gekröse oben und unten vorübergehend befestigt sind.

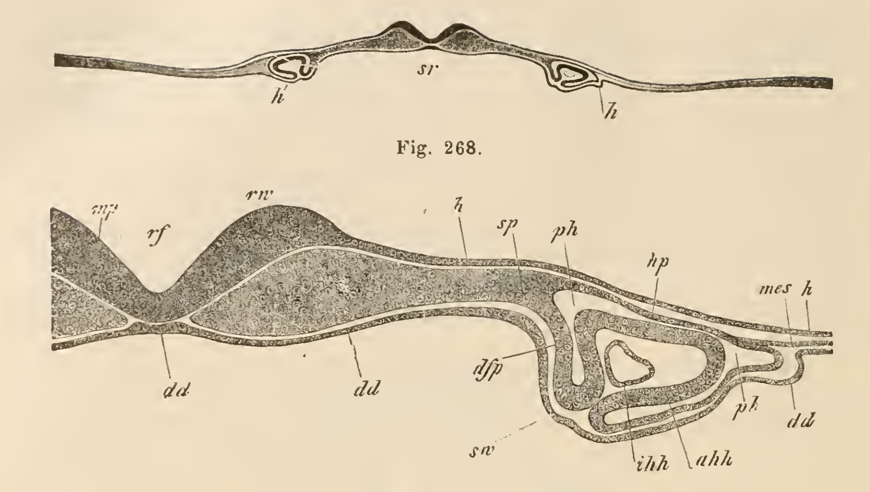


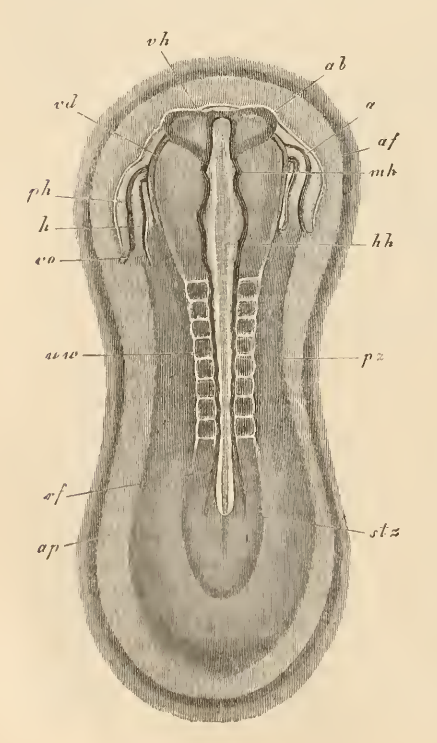
Fig. 268.

Fig. 269.

Fig. 268, 269. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von gleichem Alter wie Fig. 270. Aus Kölliker.

Fig. 269 ist ein Theil von Fig. 268 in stärkerer Vergrösserung.

rf Rückenfurche; *mp* Medullarplatte; *rw* Rückenwulst; *h* äusseres Keimblatt; *dd* inneres Keimblatt; *dd'* Chordaverdickung desselben; *sp* ungetheiltes Mittelblatt; *hp* parietales, *dfp* viscerales Mittelblatt; *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle; *ahh* Muskelwand des Herzens; *ihh* Epithelschicht des Herzens; *mes* seitliches, ungetheiltes Mittelblatt; *sw* Darmfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet.



Bei den eben skizzirten Entwicklungsprocessen lässt sich die Frage aufwerfen: in welchem Verhältniss die paarige und die unpaare Anlage des Herzens zu einander stehen. Hierauf ist zu erwidern, dass die unpaare Anlage des Herzens, welche sich bei den niederen Wirbelthieren vorfindet, auch als die ursprüngliche zu betrachten ist. Auf sie lässt sich die doppelte Herzbildung, so abweichend sie auch auf den

Fig. 270. Kaninchenembryo des neunten Tages, von der Rückenseite gesehen. Nach Kölliker. 21fach vergrössert.

Man unterscheidet die Stammzone (*stz*) und die Parietalzone (*pz*). In der ersteren haben sich 8 Paar Ursegmente zur Seite der Chorda und des Nervenrohrs angelegt.

ap heller Fruchthof; *rf* Rückenfurche; *vh* Vorderhirn; *ab* Augenblasen; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *uw* Ursegment; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *h* Herz; *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte; *af* Amnionfalte; *vo* Vena omphalomesenterica.

ersten Blick zu sein scheint, doch in ungezwungener Weise zurückführen.

Ein einfacher Herzschlauch kann sich bei den höheren Wirbelthieren deswegen nicht entwickeln, weil zur Zeit, wo seine Bildung erfolgt, ein Kopfdarm noch gar nicht existirt, sondern nur die Anlage desselben in dem flächenhaft ausgebreiteten Darmdrüsenblatt gegeben ist. Es sind die Theile, welche die ventrale Wand des Kopfdarmes später ausmachen und in welchen sich das Herz entwickelt, noch in zwei Bezirke getrennt; sie liegen noch links und rechts in einiger Entfernung von der Medianebene. Wenn daher zu dieser Zeit schon die Herzbildung vor sich gehen soll, so muss sie in den getrennten Bezirken erfolgen, welche sich beim Einfaltungsprocess zum einfachen ventralen Bezirk verbinden. Es müssen also zwei Gefässhälften entstehen, die gleich den beiden Darmfalten nachträglich verschmelzen.

Mag das Herz in dieser oder jener Weise entstanden sein, in beiden Fällen stellt es eine Zeit lang einen geraden, ventral vom Kopfdarm gelegenen Schlauch dar, und setzt sich aus zwei in einander gesteckten Röhren zusammen, welche durch einen grösseren, wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt sind. Das innere Endothelrohr wird zum Endocard, das äussere Rohr, das sich vom visceralen Mittelblatt ableitet, liefert die Grundlage für das Myocard und das die Herzoberfläche überziehende Pericard.

b) Die ersten Entwicklungszustände der grossen Gefässe. Dotterkreislauf, Allantois- und Placentarkreislauf.

An beiden Enden setzt sich das Herz sowohl nach vorn als nach hinten in Blutgefässstämme fort, die sich wohl ziemlich zur selben Zeit angelegt haben. Das vordere oder arterielle Ende des Herzschlauchs verlängert sich in ein unpaares Gefäss, den Truncus arteriosus, der noch unterhalb der Kopfdarmhöhle nach vorn verläuft. Derselbe theilt sich in der Gegend des ersten Schlundbogens in zwei Schenkel, welche von links und rechts her die Kopfdarmhöhle umfassen und zur Rückenfläche des Embryo im Bogen emporsteigen. Hier biegen sie um und verlaufen dann in der Längsaxe des embryonalen Körpers bis zum Schwanzende nach rückwärts. Die beiden Gefässe sind die primitiven Aorten (Fig. 89 u. 96 *ao*); sie nehmen oberhalb des Darmdrüsenblattes, zu beiden Seiten der Chorda dorsalis, ihren Weg unter den Ursegmenten Sie geben seitliche Aeste ab, unter denen sich bei den Amnioten die Arteriae omphalo-mesentericae durch bedeutendere Grösse auszeichnen. Diese begeben sich zum Dottersack und führen den grössten Theil des Blutes aus den beiden primitiven Aorten in den Gefässhof hinein, wo es den Dotterkreislauf durchmacht.

Beim Hühnchen, dessen Verhältnisse ich der Darstellung zu Grunde legen will (Fig. 271), verlassen die beiden Dotterarterien *ROf.A*, *LOf.A* die Aorten in einiger Entfernung von ihrem Schwanzende und verlaufen zwischen Darmdrüsenblatt und visceralem Mittelblatt seitwärts aus der embryonalen Anlage in den hellen Fruchthof hinein, durchsetzen ihn und vertheilen sich im Gefässhof. Sie lösen sich hier in ein enges Netz von Gefässröhren auf, die, wie ein Durchschnitt (Fig. 96) zeigt, zwischen dem Darmdrüsenblatt und visceralen Mittelblatt im Mesenchym liegen und

nach aussen gegen den Dotterhof durch ein grösseres Randgefäss (Figur 271 *ST*), den Sinus terminalis, scharf abgegrenzt sind. Letzteres bildet einen überall geschlossenen Ring mit Ausnahme einer kleinen Stelle, die nach vorn und da gelegen ist, wo sich die vordere Amnionscheide entwickelt.

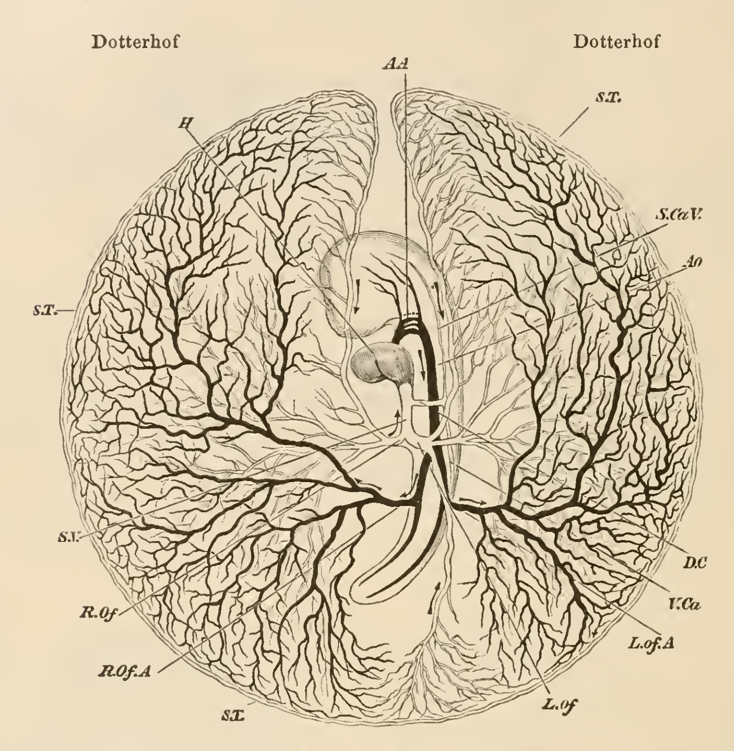


Fig. 271. Schema des Gefässsystems des Dottersacks am Ende des dritten Brüttages. Nach Balfour.

Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt. Der Theil des dunklen Fruchthofes, in welchem sich das dichte Gefässnetz gebildet hat, ist nach aussen durch den Sinus terminalis scharf abgegrenzt und stellt den Gefässhof her, nach aussen von ihm liegt der Dotterhof. Die Umgebung des Embryo ist frei von einem Gefässnetz und wird nach wie vor als heller Fruchthof unterschieden.

H Herz; *AA* Aortenbogen; *Ao* Rückenaorta; *LOf.A* linke, *ROf.A* rechte Dotterarterie; *S.T* Sinus terminalis; *L.Of* linke, *R.Of* rechte Dottervene; *S V* Sinus venosus; *D.C* Ductus Cuvieri; *S.CaV* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind hell gelassen; die Arterien schwarz schattirt.

Aus dem Gefässhof sammelt sich das Blut in mehreren grösseren Venenstämmen, durch die es zum embryonalen Herzen zurückgeführt wird. Aus dem vorderen Theile des Randsinus strömt es in die beiden Venae vitellinae anteriores, die zu beiden Seiten der Embryonalanlage in gerader Richtung von vorn nach hinten ziehen und aus dem Gefässnetz auch seitliche Aeste in sich aufnehmen. Aus dem hinteren Theil des Randsinus nehmen das Blut die zwei Venae vitellinae posteriores auf, von denen die auf der rechten Seite gelegene stärker ist als die linke, welche sich später mehr und mehr zurückbildet. Von der Seite kommen ebenfalls noch stärkere Sammelgefässe her, die Vv.

vitellinae laterales. Alle diese Dottervenen vereinigen sich nun in der Mitte des embryonalen Körpers jederseits zu einem unpaaren starken Stamm, der Vena omphalo-mesenterica (*Rof* u. *Lof*), die in das hintere Ende des Herzens (*H*) eintritt.

In dem Gefässnetz beginnt beim Hühnchen bereits am zweiten Brüttage die Blutbewegung sichtbar zu werden. Zu dieser Zeit ist das Blut noch eine helle Flüssigkeit, die nur wenig geformte Bestandtheile besitzt. Denn die meisten Blutkörperchen liegen jetzt noch haufenweise an den Wandungen der Röhren, wo sie die schon früher erwähnten Blutinseln (Fig. 94) bilden, welche das roth gesprenkelte Aussehen des Gefässhofes veranlassen. Die Herzcontractionen, durch welche das Blut in Bewegung gesetzt wird, sind am Beginn erst langsam, werden dann rascher und rascher. Ihr Mittel beträgt dann nach Preyer 130—150 Schläge in der Minute. Auch ist die Frequenz von äusseren Einflüssen sehr abhängig, sie steigt bei Erhöhung der Bebrütungstemperatur und sinkt bei jeder Abkühlung, also auch, wenn das Ei zur Beobachtung geöffnet wird. Zur Zeit, wo das Herz pulsirt, sind in dem Myocard noch keine Muskelfibrillen nachgewiesen; es ergiebt sich hieraus die interessante Thatsache, dass rein protoplasmatische, noch nicht differenzirte Zellen in regelmässigem Rhythmus wiederkehrende, kräftige Contractionen auszuführen im Stande sind.

Am Ende des dritten und vierten Tages ist der Dotterkreislauf beim Hühnchen in höchster Blüthe und ist noch einige geringfügige Veränderungen eingegangen. Wir finden statt eines einfachen Gefässnetzes ein doppeltes, ein arterielles und ein venöses. Das arterielle Netz, welches das Blut von den Dotterarterien empfängt, liegt tiefer, dem Dotter mehr genähert, während das venöse sich darüber ausbreitet und an das viscerale Mittelblatt angrenzt. Die rechte Vena vitellina posterior übertrifft an Grösse die linke. Das circulirende Blut zeichnet sich durch Reichthum an Blutkörperchen aus, indem die Blutinseln vollständig geschwunden sind.

Die Aufgabe des Dotterkreislaufes ist eine doppelte. Einmal dient er dazu, das Blut mit Sauerstoff zu versorgen, wozu Gelegenheit geboten ist, da sich das ganze Gefässnetz oberflächlich ausbreitet. Zweitens dient er dazu, dem Embryo ernährende Substanzen zuzuführen. Unter dem Darmdrüsenblatt werden die Dotterelemente aufgelöst, verflüssigt und in die Blutgefässe aufgenommen; von diesen werden sie zum Embryo geführt, wo sie den in lebhafter Theilung begriffenen Zellen zur Nahrung dienen. Insofern vergrössert sich der embryonale Körper auf Kosten des im Dottersack verflüssigt und resorbirt werdenden Dottermateriales.

Mit dem Dottergefässsystem des Hühnchens stimmt das der Säugethiere im Allgemeinen überein und unterscheidet sich von ihm nur in einigen nebensächlichen Punkten, welche nicht besprochen zu werden verdienen. Doch drängt sich wohl die Frage auf: Welche Bedeutung hat ein Dotterkreislauf bei den Säugethieren (Fig. 114 *ds*), bei denen das Ei nur mit geringem Dottermaterial ausgestattet ist?

Hier ist zweierlei im Auge zu behalten, erstens, dass ursprünglich wohl die Eier der Säugethiere mit einem reicheren Dottermaterial gleich den Eiern der Reptilien ausgestattet waren (vergleiche Seite 170), und zweitens, dass die nach dem Furchungsprocess entstehende Keimblase sich sehr ausdehnt und dass sie in ihrem Innern mit einer sehr eiweissreichen

Flüssigkeit erfüllt ist, die von den Wandungen der Gebärmutter geliefert wird. Aus ihr werden die Dottergefässe wohl ebenfalls Nahrungsmaterial aufnehmen und dem Embryo zuführen, bis für eine andere ergiebigere Ernährung durch den Mutterkuchen oder die Placenta gesorgt ist.

Ausser dem Dotterkreislauf, und zur Zeit, wo dieser noch in seiner höchsten Blüthe steht, entwickelt sich bei den höheren Wirbelthieren ein zweites Gefässsystem, welches sich ausserhalb des Embryo in den Eihäuten ausbreitet und eine Zeit lang die übrigen Gefässe des Körpers durch seine Mächtigkeit übertrifft. Es dient dem Allantoiskreislauf der Vögel und Reptilien, dem Placentarkreislauf der Säugethiere.

Wenn sich beim Hühnchen der Harnsack (Taf. I Fig. 5 *al*) an der vorderen Wandung der Beckendarmhöhle hervorstülpt und als eine immer grösser werdende Blase bald aus der Leibeshöhle heraus durch den Hautnabel in den ausserembryonalen Theil der Leibeshöhle, zwischen die seröse Hülle und den Dottersack hineinwächst, dann treten auch in ihrer Wand zwei Blutgefässe auf, die vom Ende der beiden primitiven Aorten hervorwachsen: die Nabelgefässe oder Arteriae umbilicales. Aus dem dichten Capillarnetz, in welches sie sich aufgelöst haben, sammelt sich das Blut wieder in den beiden Nabelvenen, die, am Nabel angelangt, sich zu einem unpaaren Stamm vereinigen und in die linke Vena omphalomesenterica einmünden. Nabel- und Dottervene ändern während der Entwicklung ihren Durchmesser in entgegengesetzter Richtung: während der Dotterkreislauf gut ausgebildet ist, sind die Nabelvenen unscheinbare Stämmchen; später aber vergrössern sie sich mit der Zunahme des Harnsackes, während die Venae omphalo-mesentericae sich in demselben Maasse zurückbilden, als der Dottersack durch Aufsaugung des Dotters kleiner wird und an Bedeutung verliert. Anfangs erscheinen daher die Nabelvenen als Seitenäste der Dottervenen, später umgekehrt.

Was den Zweck des Umbilicalkreislaufes angeht, so dient er bei den Reptilien und den Vögeln dem Athmungsprocesse. Es schmiegt sich nämlich der Harnsack, wenn er grösser geworden ist, zum Beispiel beim Hühnchen, dicht der serösen Hülle an, breitet sich in der Nähe der Luftkammer und unter der Schale aus, so dass das in ihm circulirende Blut mit der atmosphärischen Luft in Gasaustausch treten kann. Seine Bedeutung für die Athmung im Ei verliert er erst von dem Augenblick, wo das Hühnchen mit dem Schnabel die umgebenden Eihüllen durchstösst und nun die in der Luftkammer enthaltene Luft direct einathmet. Denn jetzt ändern sich die Circulationsverhältnisse im ganzen Körper, da mit dem Eintritt des Athmungsprocesses die Lunge ein grösseres Blutquantum aufzunehmen im Stande ist, was eine Verkümmerung der Nabelgefässe zur Folge hat.

Eine noch wichtigere Rolle spielt der Umbilical- oder Placentarkreislauf (Fig. 119 *Al*) bei den Säugethieren. Denn hier leiten die beiden Nabelarterien das Blut zu der Placenta oder dem Mutterkuchen. Nachdem sich in diesen Organen das Blut mit Sauerstoff und ernährenden Substanzen beladen hat, fliesst es anfangs durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen wieder zurück.

B. Die weitere Entwicklung des Gefässsystems bis zum ausgebildeten Zustand.

a) Die Umwandlung des Herzschlauchs in ein gekammertes Herz.

Wie in einem vorausgegangenen Abschnitt gezeigt wurde, stellt das Herz der Wirbelthiere ursprünglich eine kurze Zeit lang einen geraden Schlauch dar, der an seinem vorderen Ende die beiden primitiven Aortenbogen entsendet, während er am hinteren Ende die beiden Venae omphalomesentericae aufnimmt. Der Schlauch liegt weit vorn unmittelbar hinter dem Kopf an der ventralen Seite des Halses (Fig. 272 *h*) in einer Verlängerung der Leibeshöhle (der Parietal- oder Halshöhle). Er wird hier befestigt durch ein nur kurzen Bestand darbietendes Gekröse, das sich vom Darm zur vorderen Halswand ausspannt und durch den Herzschlauch selbst in einen oberen und unteren Theil oder in ein Mesocardium anterius und posterius zerlegt wird.

In der ersten Zeit der embryonalen Entwicklung zeichnet sich das Herz durch ein sehr bedeutendes, namentlich in der Längsrichtung vor sich gehendes Wachsthum aus; es findet daher bald als gerader Schlauch in der Halshöhle keinen Platz mehr, sondern ist gezwungen, sich zu einer s-förmigen Schlinge zusammenzukrümmen (Fig. 272). Es nimmt dann am Hals eine derartige Stellung ein, dass die eine Krümmung des S, welche die Dottervenen aufnimmt, oder sagen wir kurz, der venöse Abschnitt nach hinten und links, die andere Krümmung oder der arterielle Abschnitt, welcher die Aortenbogen abgiebt, nach vorn und rechts zu liegen kommt.

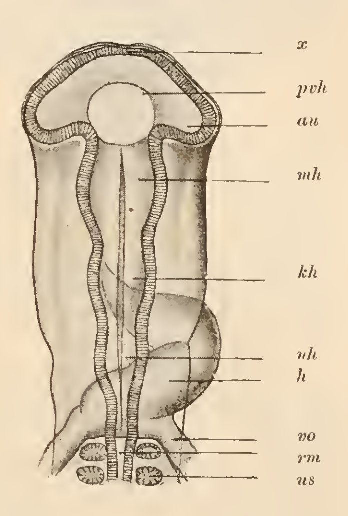


Fig. 272. Kopf eines 58 Stunden bebrüteten Hühnchens von oben betrachtet. 40fach vergrössert Nach MIHALKOVICS.

Das Gehirn ist in 4 Blasen gegliedert; *pvh* primäres Vorderhirnbläschen; *mh* Mittelhirnbläschen; *kh* Hinterhirnbläschen; *nh* Nachhirnbläschen; *au* Augenblase; *h* Herz (unter dem letzten Hirnbläschen durchschimmernd); *vo* Vena omphalomesenterica; *us* Ursegment; *rm* Rückenmark; x vordere Wand, die sich zum Grosshirn ausstülpt.

Bald aber ändert sich diese Ausgangsstellung (Fig. 273 und 279), indem die beiden Krümmungen des S eine andere Lage zu einander einnehmen. Der venöse Abschnitt bewegt sich mehr nach vorn, der arterielle dagegen mehr nach hinten, bis beide nahezu in derselben Querschnittsebene liegen. Dabei drehen sie sich auch um die Längsaxe des Embryo, und zwar rückt die venöse Schleife mehr dorsalwärts, die arterielle in umgekehrter Richtung. Von vorn gesehen decken sich beide, nur bei seitlicher Ansicht ist die s-förmige Krümmung des Herzschlauchs deutlich zu erkennen.

Durch das sich vergrössernde Eingeweide wird der vorderste Ab-

schnitt der Leibeshöhle schon jetzt und noch mehr auf späteren Stadien stark ausgedehnt und erzeugt einen weit nach aussen vorspringenden, sehr dünnwandigen Höcker (Fig. 136 *h* und 280). Da das Herz denselben vollständig ausfüllt, nur von der dünnen, durchscheinenden und eng anliegenden Rumpfhaut, der Membrana reuniens inferior von RATHKE, überzogen, sieht es aus, als ob es zu dieser Zeit ganz ausserhalb des embryonalen Körpers gelegen sei.

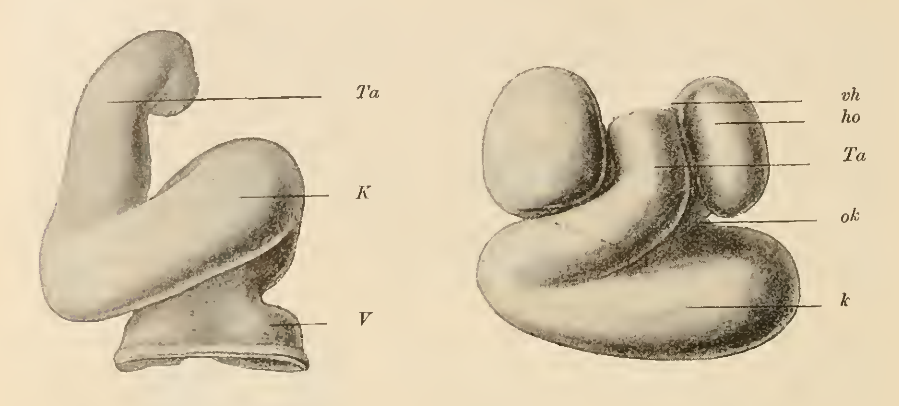


Fig. 273. Fig. 274.

Fig. 273. Herz eines menschlichen Embryos von 2,15 mm Körperlänge (Embryo α). Nach HIS

K Kammer; *Ta* Truncus arteriosus; *V* venöses Ende des S-förmig gekrümmten Herzschlauchs.

Fig. 274. Herz eines menschlichen Embryo von 4,3 mm Nl. (Embryo. Bl.) Nach HIS.

k Kammer; *Ta* Truncus arteriosus; *ok* Ohrkanal (Canalis auricularis); *vh* Vorhof mit den Herzohren *ho* (Auriculae cordis).

Nach Ablauf der Drehungen vollzieht sich am s-förmig gekrümmten Schlauch auch eine Sonderung in mehrere hinter einander gelegene Abtheilungen (Fig. 274). Es setzen sich der weiter gewordene venöse und der arterielle Theil durch eine tiefe Einschnürung (*ok*) gegen einander ab und können nun als Vorhof (Atrium) (*vh*) und Kammer (Ventriculus), sowie die verengte Stelle zwischen beiden nach einer von HALLER eingeführten Bezeichnung als Ohrcanal (*ok*) unterschieden werden. Der Vorhof gewinnt dabei eine auffällige Gestalt, indem seine beiden Seitenwände weite Aussackungen, die Herzohren (*ho*) (Auriculae cordis), entwickeln; letztere wenden sich mit ihrem freien Rande, der bald auch einige Einkerbungen erhält, nach vorn und legen sich später immer mehr um den arteriellen Theil des Herzens, um den Truncus arteriosus (*Ta*) und einen Theil der Kammeroberfläche herum.

Der Ohrcanal ist eine bei Embryonen gut unterschiedene, verjüngte Stelle des Herzschlauchs. Indem sich sein Endothelrohr in sagittaler Richtung stark abplattet, bis seine Wandschichten beinahe zur Berührung kommen, wird die Verbindung zwischen Vorhof und Kammer zu einer engen Spalte. Hier entwickeln sich später die Atrioventricularklappen.

Die Kammeranlage stellt einen gekrümmten Schlauch dar, der nahe am Ohrcanal weit ist und nach dem Aortenbulbus zu sich verjüngt. An ihrer vorderen und hinteren Fläche macht sich bald eine seichte, von

oben nach unten verlaufende Furche bemerkbar, der Sulcus interventricularis (Fig. 275 *si*), und lässt äusserlich eine linke und eine rechte Kammerhälfte unterscheiden. Die letztere ist die engere und setzt sich nach oben in den Truncus arteriosus (*Ta*) fort. Der Uebergang ist aber kein allmählicher; dazwischen liegt eine verengte Stelle, das Fretum Halleri, welches schon von älteren Anatomen unterschieden, eine Zeit lang weniger beachtet und jetzt wieder von His als bemerkenswerth beschrieben worden ist. Denn es bezeichnet den Ort, an welchem sich später die Semilunarklappen anlegen.

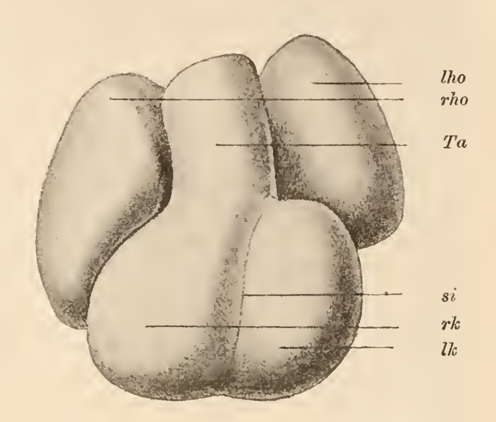


Fig. 275. Herz eines menschlichen Embryos der fünften Woche. Nach His.
rk, *lk* rechte, linke Kammer; *si* Sulcus interventricularis; *Ta* Truncus arteriosus; *lho*, *rho* linkes, rechtes Herzohr.

Während der äusserlich sichtbaren Formveränderungen gehen auch in der feineren Structur der Herzwände einige Veränderungen vor sich. Wie schon früher bemerkt, besteht die Herzanlage am Anfang aus zwei in einander gesteckten Schläuchen, einem inneren, von platten Zellen ausgekleideten Endothelrohr und einem äusseren, aus protoplasmareichen Zellen bestehenden und vom mittleren Keimblatt abstammenden Muskelschlauch. Beide sind durch einen nicht unansehnlichen, wahrscheinlich mit gallertiger Zwischensubstanz gefüllten Raum vollständig von einander getrennt.

Das Endothelrohr stellt im Allgemeinen ein ziemlich naturgetreues Abbild des Muskelschlauchs dar, doch so, dass an ihm die engeren und die weiteren Abschnitte schärfer von einander abgesetzt sind; „es verhält sich seiner Form nach zum Gesammtherzen, als ob es ein stark geschrumpfter innerer Ausguss desselben wäre“ (His).

Am Muskelschlauch lassen sich schon zu der Zeit, wo die s-förmige Krümmung eingetreten ist, deutliche Züge von Muskelfibrillen erkennen. Auf späteren Stadien machen sich in der Entwicklung Unterschiede zwischen Vorhof und Kammer bemerkbar. Am Vorhof verdickt sich die Muskelwand gleichmässig zu einer compacten Platte, welcher sich das Endothelrohr unmittelbar von innen anlegt. An der Kammer dagegen findet gleichsam eine Auflockerung derselben statt. Es bilden sich zahlreiche kleine Balken von Muskelzellen, welche in den oben erwähnten Zwischenraum zwischen den beiden Schläuchen vorspringen und sich unter einander zu einem grobmaschigen Netzwerk vereinigen. Bald legt sich das Endothelrohr des Herzens, indem es nach aussen Aussackungen treibt, den Muskelbalken innig an und umgiebt jeden einzelnen mit einer besonderen Hülle. (His.) So entstehen in der schwammförmig gewordenen Wand der Kammer zahlreiche von Endothel ausgekleidete Spalträume, welche nach der Oberfläche des Herzens abgeschlossen sind, aber mit dem centralen Binnenraum communiciren und wie dieser den Blutstrom in sich aufnehmen.

Das embryonale Herz des Menschen und der Säugethiere gleicht in seiner ersten Beschaffenheit, wie sie bisher beschrieben worden ist, dem Herz der niedersten Wirbelthiere, der Fische. Hier wie dort besteht es aus einer das Venenblut aus dem Körper aufnehmenden Abtheilung, dem Vorhof, und aus einem das Blut in die arteriellen Gefässe hineintreibenden Abschnitt, der Kammer. Dem Zustand des Herzens entsprechend ist bei Embryonen dieses Stadiums und bei den Fischen der ganze Blutkreislauf noch ein einfacher, ein einheitlicher. Dies ändert sich im Thierreich wie im embryonalen Leben mit der Entwicklung der Lungen, mit deren Auftreten eine Verdoppelung des Herzens und des Blutkreislaufes angebahnt wird.

Das Zustandekommen einer derartigen Veränderung erklärt sich aus dem Lageverhältniss der beiden Lungen zu dem Herzen. Die Lungen nämlich entstehen in nächster Nähe des Herzens durch Ausstülpung aus dem Vorderdarm (Fig. 280 *lg*). Sie empfangen daher auch ihr Blut aus einem dem Herzen ganz nahe gelegenen Arterienstamm, aus dem fünften, vom Truncus arteriosus sich abzweigenden Aortenbogen, desgleichen geben sie das Lungenvenenblut direct wieder dem Herzen zurück, und zwar durch kurze Stämme, die Lungenvenen, welche links von den grossen Venenstämmen in den Vorhof einmünden. Somit gelangt das unmittelbar aus dem Herzen in die Lungen strömende Blut auch unmittelbar wieder zum Herzen zurück. Hierin ist die Vorbedingung für einen doppelten Kreislauf gegeben. Er wird in die Erscheinung treten, wenn sich der Lungen- und der Körperblutstrom auf der kurzen Strecke der Gefässbahn, welche beide gemeinsam durchlaufen (Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus), durch Scheidewände von einander absetzen.

Der Trennungsprocess beginnt im Wirbelthierstamm bei den Dipneusten und Amphibien, bei welchen die Lungenathmung zum ersten Male eintritt und die Kiemenathmung verdrängt, bei den amnioten Wirbelthieren vollzieht er sich während ihrer embryonalen Entwicklung. Wir haben daher jetzt weiter zu verfolgen, in welcher Weise sich bei den Säugethieren und speciell beim Menschen, für welchen eingehende Untersuchungen von His vorliegen, die Scheidewände bilden, wie Vorhof und Kammer in getrennte linke und rechte Abtheilungen und der Truncus arteriosus in Arteria pulmonalis und Aorta zerlegt werden und wie auf diesem Wege das Herz seiner definitiven Gestalt entgegengeführt wird.

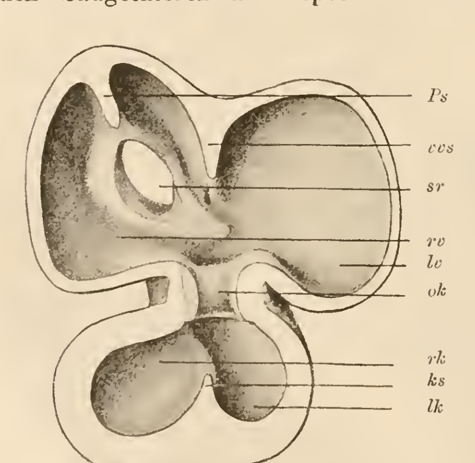


Fig. 276. Herz eines menschlichen Embryos von 10 mm Nl. Hintere Hälfte des geöffneten Herzens. Nach His.
ks Kammerscheidewand; *lk*, *rk* linke, rechte Kammer; *ok* Ohrkanal; *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof; *sr* Einmündung des Sinus reuniens; *vvs* vordere Vorhofssichel; * Eustachi'sche Klappe; *Ps* Septum spurium.

Am frühzeitigsten wird die Sonderung, welche am besten an Längsdurchschnitten durch embryonale Herzen zu verfolgen ist, an der Kammer deutlich (Fig. 276). Diese hat am Ende des ersten Monats in Folge der Entwicklung von Muskelbalken dicke Wandungen erhalten, die einem Schwammgewebe gleichen und durch die zahlreichen Spalten, die mit der eng gewordenen Herzhöhle zusammenhängen, gleichfalls den Blutstrom hindurchpassiren lassen. An einer Stelle nun ist die Musculatur besonders verdickt und bildet eine nach innen vorspringende, halbmondförmige Falte, die Anlage der Kammerscheidewand (*ks*) (Septum ventriculorum). Dieselbe nimmt von der unteren und hinteren Wand der Kammer ihren Ursprung in der Gegend, welche durch den schon früher erwähnten Sulcus interventricularis (Fig. 275 *si*) äusserlich gekennzeichnet ist. Ihren freien Rand hat sie nach oben gerichtet nach dem Vorhof und dem Truncus arteriosus zu.

Hieran schliessen sich Veränderungen im Bereich des Vorhofs (Fig. 277); derselbe tritt mit der Kammer unter Schwund des in den ersten Wochen deutlich ausgeprägten Ohrcanals (Fig. 276 *ok*) in unmittelbarere Verbindung. Der Ohrcanal ist in die anstossende Kammerwand in Folge der mächtigen Verstärkung der Musculatur mit aufgenommen worden und bildet eine nach unten und innen vorspringende ringförmige Falte, gleichsam als wäre er durch eine vom Vorhof her wirkende Kraft in die Kammer vorgeschoben worden. Die Falte umgrenzt das spaltförmige Ostium atrioventriculare und gibt die Anlage für die Klappensegel ab. Hierauf wächst aus der hinteren Wand des Vorhofs zur linken Seite von der Einmündung der Venen (*sr*) ein bindegewebiger Fortsatz (*si*) hervor und leitet eine Trennung des Ostium atrioventriculare in eine linke und eine rechte Hälfte ein; er verschmilzt zuerst mit der hinteren und dann mit der vorderen Atrioventricularfalte und erzeugt mit ihnen zusammen eine bindegewebige Scheidewand, welche von His als Septum intermedium beschrieben worden ist.

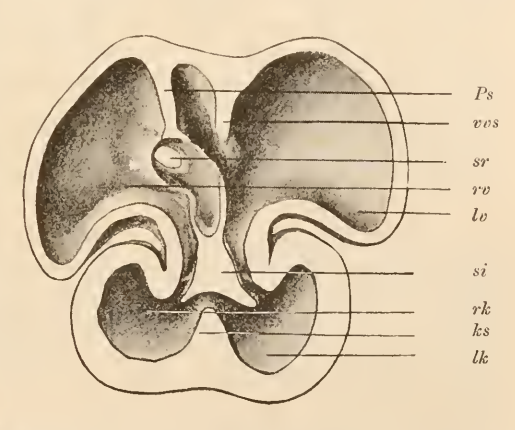


Fig. 277. Hintere Hälfte eines geöffneten Herzens eines menschlichen Embryo der fünften Woche. Nach His.
ks Kammerscheidewand; *lk*, *rk* linke, rechte Kammer; *si* Septum intermedium; *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof; *sr* Einmündung des Sinus reuniens; *vvs* Vorhofssichel; *Ps* Septum spurium; * Eustachi'sche Klappe.

Sein nach unten gerichteter freier Rand ist verdickt und enthält die Anlagen der medialen Zipfel der Atrioventricularklappen. Er verwächst bald mit dem Rand der von unten nach oben sich vergrössernden Kammerscheidewand (*ks*), so dass nunmehr das Blut aus dem noch einheitlichen Vorhof durch ein linkes und ein rechtes Ostium atrioventriculare in eine linke und eine rechte Kammer übergeleitet wird. Die Scheidung ist beim Menschen schon in der siebenten Woche eine vollständige.

Die beiden Ostia atrioventricularia sind eng und werden von schmalen, in die Kammern vorspringenden Leisten umsäumt, die aus einem Endothelüberzug und einer gallertigen Bindesubstanz bestehen (Atrioventricularlippen Lindes, Endothelkissen Schmidt's). Aus diesen membranösen Vorsprüngen, welche primitiven Taschenklappen (Gegenbaur) vergleichbar sind und zuerst nicht durch Papillarmuskeln und Sehnenfäden befestigt werden, leiten sich die Segelklappen nur zum kleinsten Theil her. Zum grössten Theil nehmen sie aus der Kammerwand selbst ihren Ursprung. Dieselbe wird, wie schon oben bemerkt wurde, frühzeitig sehr dick und ist aus einem Netzwerk von Muskelbalken zusammengesetzt. Eine derartig schwammige Beschaffenheit der Herzwand erhält sich dauernd bei Fischen und Amphibien. Bei den höheren Wirbelthieren und beim Menschen erleidet sie Umwandlungen. Nach der äusseren Oberfläche zu wird die Muskelwand compacter, indem die Muskelbalken sich verdicken, die Hohlräume zwischen ihnen enger werden, zum Theil ganz schwinden. Nach innen zu erhält sich ein Theil des primitiven Balkennetzes und bildet die in den Hohlraum ein wenig vortretenden Fleischbalken (Trabeculae carneae). Ein anderer, und zwar der nach dem Vorhof gerichtete und nach innen vorspringende Theil der spongiösen Kammerwand (Fig. 277) wird zur Atrioventricularklappe, zu den Chordae tendineae und den Papillarmuskeln. Ursprünglich ist daher die Klappe musculös, allmählich aber geht sie, indem die Muskelbalken sich in bindegewebige Stränge umwandeln, in eine sehnige Platte über, deren Rand von dem oben erwähnten, nun aber geschrumpften embryonalen Klappenwulst hergestellt wird. An die untere Fläche der Platte setzen sich eine Zeit lang Muskelbalken der spongiösen Herzwand direct an; später bilden sie sich zum Theil zurück und sondern sich dadurch in zwei Abschnitte, 1) nach der Atrioventricularklappe zu in sehnige Fäden, die Chordae tendineae, und 2) nach der Herzspitze zu in die Papillarmuskeln, von deren Spitze die Sehnenfäden entspringen.

Die Atrioventricularklappen gehen somit aus einem Theile der spongiös gebauten Kammerwand hervor. „Der nach innen von den Klappen liegende Raum (im diastolischen Zustande der Kammer gedacht) ist der primitive Kammerraum. Der unterhalb derselben, bis unter die Klappenmembran sich erstreckende Raum ist aus den Lücken der spongiösen Kammerwand entstanden und hat den Raum der Kammer vergrössert" (Gegenbaur).

Die weiteren Umwandlungen betreffen die Zweitheilung des Truncus arteriosus und des Vorhofs.

Etwa zur Zeit, wenn die Scheidewandbildung in der Kammer erfolgt, plattet sich der aus ihr entspringende Truncus arteriosus etwas ab und erhält eine spaltförmige Höhle. An den platten Seiten treten zwei leistenförmige Verdickungen auf, wachsen einander entgegen und zerlegen die Höhlung, indem sie verschmelzen, in zwei auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Gänge. Jetzt markirt sich auch äusserlich der Eintritt der im Innern geschehenen Trennung durch zwei Längsfurchen in ähnlicher Weise, wie an der Kammer die Scheidewandbildung durch den Sulcus interventricularis angedeutet wird. Die beiden durch Theilung entstandenen Canäle sind die Aorta und die Pulmonalis.

Eine Zeit lang sind sie noch mit einer gemeinsamen Adventitia umgeben, dann weichen sie weiter auseinander und werden auch äusserlich getrennt. Der ganze Trennungsprocess im Truncus arteriosus verläuft unabhängig von der Entwicklung einer Scheidewand in der Kammer, wie er denn oben zuerst beginnt und von da aus nach abwärts fortschreitet. Ganz zuletzt tritt das Aortenseptum auch in den Kammerraum selbst ein, setzt sich mit der dort selbständig entwickelten Kammerscheidewand in Verbindung, liefert den als Pars membranacea bekannten Theil und vollendet so die Sonderung der Abflussbahnen aus dem Herzen; die Aorta wird der linken, die Pulmonalis der rechten Kammer zugetheilt.

Noch vor der Trennung haben sich auch die Semilunarklappen als vier Wülste, die aus Gallertgewebe mit einem Ueberzug von Endothel bestehen, an der als Fretum Halleri bezeichneten, verengten Stelle angelegt. Zwei von ihnen werden bei der Scheidung des Truncus in Aorta und Pulmonalis halbirt. Auf jedes Gefäss kommen daher jetzt drei Wülste, die durch Schrumpfung des Gallertgewebes die Form von Taschen annehmen. Ihre Anordnung wird, worauf Gegenbaur aufmerksam macht, aus der Entwicklung verständlich, wie das unten stehende Schema (Fig. 278) zeigt. „Indem der ursprünglich einheitliche Bulbus arteriosus (*A*) sich in zwei Kanäle (*B*) scheidet, vertheilen sich die knötchenförmigen Anlagen von ursprünglich vier Klappen der Art, dass eine vordere und die vorderen Hälften der beiden seitlichen auf den vorderen Arterienstamm (die Pulmonalis), eine hintere und die hinteren Hälften der beiden seitlichen auf den hinteren Arterienstamm (Aorta) treffen.“

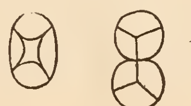


Fig. 278. Schema zur Anordnung der Arterienklappen. Aus Gegenbaur.
A ungetheilter Truncus arteriosus mit 4 Klappenanlagen. *B* Theilung in Pulmonalis (*p*) und Aorta (*a*), deren jede drei Klappen besitzt.

Am spätesten findet die Trennung in zwei Hälften am Vorhof statt. Zwar wird sie beim Menschen schon von der achten Woche an eingeleitet, vollendet aber wird sie erst nach der Geburt mit dem Verschluss des Foramen ovale. Eingeleitet wird sie dadurch, dass zwei niedrige, halbmondförmige Falten entstehen. Eine von ihnen, die vordere Vorhofssichel (Septum atriorum), geht von der vorderen Wand aus und greift mit einem Schenkel auf die Decke (Fig. 276 u. 277 *vvs*), mit dem anderen auf den Boden des Vorhofs über, wo sie in das Septum intermedium übergeht. Sie ist musculös, wie die Kammerscheidewand. Die zweite Falte, die hintere Vorhofssichel (Valvula foraminis ovalis) (Fig. 277) ist bindegewebig, membranös und entspringt von der hinteren Wand, wo sie später zur linken Seite von der Einmündung der unteren Hohlvene liegt. Zur rechten Seite derselben sieht man noch eine Venenklappe, die in der Figur mit einem Stern bezeichnete Valvula Eustachii. Sie ist parallel zur hinteren Vorhofssichel gestellt, hat aber mit der Scheidewandbildung nichts zu thun. Im dritten Monat sind alle diese Theile schon sehr deutlich entwickelt; es reicht die hintere Vorhofssichel schon nahe zum verdickten Rand der vorderen Sichel (Septum atriorum) heran, weicht aber mehr schräg in den linken Vorhofstheil hinein, so dass ein weiter Spalt, das Foramen ovale, offen

bleibt und dem Blute der unteren Hohlvene den Eintritt in den linken Vorhofstheil gestattet. Nach der Geburt legen sich vordere und hintere Falte mit ihren Rändern an einander und verschmelzen mit nicht seltenen Ausnahmen vollständig. Die hintere Falte liefert den häutigen Verschluss des Foramen ovale. Die vordere erzeugt mit ihrem verdickten, musculösen Rand oben und vorn den Limbus Vieussenii.

Während der Herzschlauch die complicirten Sonderungen erfährt, verändert er seine Lage im embryonalen Körper und erhält frühzeitig eine besondere Umhüllung durch den Herzbeutel. In Zusammenhang mit letzterem bildet sich das Zwerchfell als Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle aus. Es wird also hier der geeigneteste Ort sein, uns mit diesen wichtigen und zum Theil schwerer zu verstehenden Vorgängen genauer bekannt zu machen. Den Untersuchungen von Cadiat, His, Balfour und Uskow verdanken wir hierüber den meisten Aufschluss.

b) Die Entwicklung des Herzbeutels und Zwerchfells. Die Sonderung der primären Leibeshöhle in Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle.

Ursprünglich besitzt die Leibeshöhle eine sehr weite Ausdehnung im embryonalen Körper, denn sie lässt sich bei den niederen Wirbelthieren bis in die Kopfanlage hinein verfolgen, wo sie die Schlundbogenhöhlen liefert. Nachdem diese sich geschlossen haben, wobei aus den Zellen ihrer Wandungen Muskeln den Ursprung nehmen, reicht die Leibeshöhle nach vorn bis an den letzten Schlundbogen heran und stellt einen weiten Raum (Fig. 279) dar, in welchem sich das Herz am unteren Darmgekröse (Mesocardium anterius und posterius) entwickelt. Remak und Kölliker nannten den Raum Halshöhle, His führte den Namen Parietalhöhle ein. Am zweckmässigsten aber wird es wohl sein, wenn man ihn gleich nach den bleibenden Organen, die sich von ihm herleiten, als Herzbeutelbrusthöhle bezeichnet. Dieselbe wird um so mehr ausgedehnt, je mehr sich der Herzschlauch in Windungen legt und bald eine beim Embryo verhältnissmässig ausserordentliche Grösse erreicht. Hierbei wird ihre vordere Wand zwischen Kopf und Nabel des Embryo ventralwärts bruchsackartig nach aussen hervorgetrieben (Fig. 280 und 137).

Die Herzbeutelbrusthöhle beginnt sich schon früh gegen die spätere

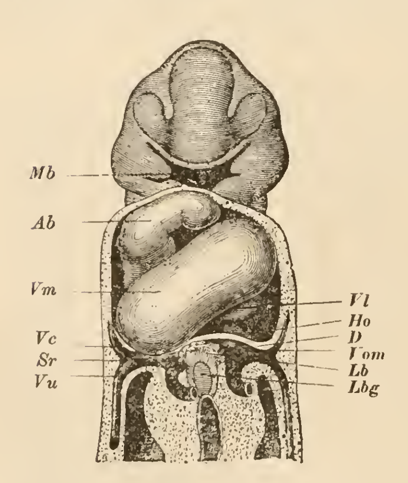


Fig. 279. Menschlicher Embryo (*Lg* His) von 2,15 mm Nackenlänge. Constructionsbild nach His (Menschliche Embryonen). Vergr. 40.

Mb Mundbucht; *Ab* Aortenbulbus; *Vm* Ventrikelmitteltheil; *Vc* Vena cava superior oder Ductus Cuvieri; *Sr* Sinus reuniens; *Vu* Vena umbilicalis; *Vl* linker Theil des Ventrikels; *Ho* Herzohr; *D* Diaphragma; *Vom* Vena omphalomesenterica; *Lb* solide Leberanlage; *Lbg* Lebergang.

Bauchhöhle schärfer abzugrenzen durch eine Querfalte (Fig. 279 u. 280 $z + l$), welche von der vorderen und seitlichen Rumpfwand ihren Ausgang nimmt und dorsal- und medianwärts (Fig. 280 $z + l$) mit freiem Rand in die primitive Leibeshöhle vorspringt. In ihr finden sich sämmtliche Venenstämme eingebettet, welche in den Vorhofssinus des Herzens einmünden (Fig. 279 u. 280), die Dotter- und Nabelvenen und vor allen Dingen die Cuvier'schen Gänge (*d.c*), welche das Blut aus den Rumpfwandungen sammeln. Mit der Entwicklung der letzteren scheint die Ausbildung der Querfalte in engstem Zusammenhang zu stehen. Sie führt den Namen des Septum transversum (Massa transversa, Uskow); sie stellt eine quere, die beiden Seitenwandungen des Rumpfes verbindende Substanzbrücke (Fig. 279) dar, die sich zwischen den Venensinus des Herzens und den Magen einschiebt und mit beiden, sowie mit dem ventralen Mesenterium zusammenhängt. Ihre hintere Partie (Fig. 280 $z + l$) enthält reichliches, embryonales Bindegewebe und Blutgefässe und bildet eine als Vorleber beschriebene Masse, da vom Duodenum her die beiden Leberschläuche (Fig. 279 $lb + lbg$) in sie hineinwachsen und das Netzwerk der Lebercylinder erzeugen. In demselben Maasse, als das geschieht und sich die Lebercylinder vom ventralen Mesenterium aus auch seitlich in das Septum transversum ausbreiten, wird dieses immer dicker und schliesst jetzt zwei verschiedene Anlagen ein, nach vorn eine Substanzplatte, in welcher die Cuvier'schen Gänge zum Herzen verlaufen, das primäre Zwerchfell, nach hinten die beiden Leberlappen, welche in die Leibeshöhle vorspringende Wülste bedingen.

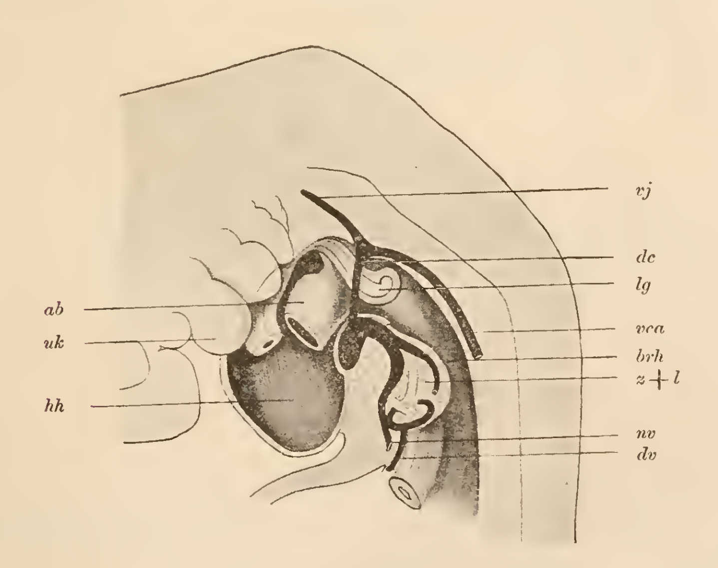


Fig. 280. Sagittalconstruction eines menschlichen Embryos von 5 mm Nackenlänge (Embryo *R.* His), um die Entwicklungsgeschichte der Herzbeutelbrusthöhle und des Zwerchfells zu erläutern.

ab Aortenbulbus; *brh* Brusthöhle (Recessus parietalis His); *hh* Herzbeutelhöhle; *dc* Ductus Cuvieri; *dv* Dottervene; *nv* Nabelvene; *vca* Cardinalvene; *vj* Jugularvene; *lg* Lunge; $z + l$ Anlage des Zwerchfells und der Leber; *uk* Unterkiefer.

Durch das Septum transversum wird allmählich die Herzbeutelbrusthöhle von der Bauchhöhle fast vollständig geschieden (Fig. 280) bis auf zwei enge Canäle (*brh*) (Brustfortsätze der Rumpfhöhle [His]), welche zu beiden Seiten des an der Wirbelsäule befestigten Darmrohrs eine Verbindung nach hinten herstellen. Die beiden Canäle (*br.h*) nehmen die beiden Lungenanlagen (*lg*) auf, wenn sie aus der vorderen Wand des Darmrohrs hervorwachsen. Sie werden später zu den beiden Brust- oder Pleurahöhlen (*brh*), während der mit ihnen communicirende grössere Raum (*hh*), in welchem sich das Herz entwickelt hat, zur Herzbeutelhöhle wird. Letztere nimmt die ganze Bauchseite des Embryo ein, die Brusthöhlen dagegen liegen ganz dorsalwärts an der hinteren Rumpfwand.

Wie erfolgt nun der Verschluss dieser drei ursprünglich zusammenhängenden Räume und wie gewinnen sie ihre sehr veränderte, definitive Lage zu einander?

Am frühzeitigsten trennt sich der Herzbeutel ab. Den Anstoss dazu geben wieder die Cuvier'schen Gänge (Fig. 280 *dc*), die mit ihrem oberen Theil von der Seitenwand des Rumpfes coulissenartig nach innen vorspringen, in die Pleuropericardialfalte des Brustfells oder in die Herzbeutelfalte eingebettet. Je mehr die Falte nach innen vorgeschoben wird, um so mehr verengt sie die Communication zwischen Herzbeutelhöhle (*hh*) und den beiden Brusthöhlen (*brh*); schliesslich hebt sie dieselbe auf, indem ihr freier Rand mit dem Mediastinum posterius, in welchem die Speiseröhre liegt, verschmilzt. Durch diese Wanderung der Cuvier'schen Gänge erklärt sich auch die Lage der später von oben in den Herzvorhof mündenden oberen Hohlvene, die sich vom Cuvier'schen Gang herleitet. Ursprünglich in der Seitenwand des Rumpfes gelegen, ist sie mit ihrem Endabschnitt später in das Mediastinum eingeschlossen.

Nach Abschluss des Herzbeutels hängen die engen, röhrenförmigen Brusthöhlen (Fig. 280 *brh*) noch eine Zeit lang nach hinten mit der Bauchhöhle zusammen. Die Lungenanlagen (*lg*) wachsen währenddem weiter in sie hinein und treffen schliesslich mit ihren Spitzen auf die obere Fläche der grösser gewordenen Leber. An diesen Stellen kommt es dann auch zum Verschluss. Von der seitlichen und hinteren Rumpfwand springen Falten vor (die Pfeiler Uskow's), verschmelzen mit dem Septum transversum und bilden so den Dorsaltheil des Zwerchfells. Am Zwerchfell kann man daher einen ventralen, älteren und einen dorsalen, jüngeren Abschnitt unterscheiden.

Wie Gegenbaur hervorhebt, erklärt sich hieraus die Bahn des Nervus phrenicus, welcher vor Herz und Lungen verläuft und von vorn her zum Zwerchfell herantritt.

Zuweilen unterbleibt die Verschmelzung der dorsalen und ventralen Anlage auf einer Seite. Die Folge einer derartigen Hemmungsbildung ist eine Zwerchfellshernie, d. h. eine dauernde Verbindung der Bauch- und Brusthöhle vermittelst einer Bruchpforte, durch welche Darmschlingen in die Brusthöhle eintreten können.

Wenn sich der Abschluss der vier grossen serösen Höhlen des Körpers gegen einander vollzogen hat, müssen die einzelnen Organe noch weitgehende Lageveränderungen erfahren, damit der fertige Zustand erreicht wird. Nimmt doch der Herzbeutel anfangs die ganze

ventrale Seite der Brust ein und hängt in grosser Ausdehnung mit der vorderen Brustwand und mit der oberen Fläche des Zwerchfelles zusammen. Ferner ist das Zwerchfell an seiner ganzen unteren Fläche mit der Leber verbunden. Die Lungen liegen versteckt in engen Röhren am Rücken des Embryo.

Zwei Factoren kommen hierbei in Betracht. (Fig. 281). Mit der Ausdehnung der Lungen (*lg*) breiten sich die Brusthöhlen (*plp*) immer mehr ventralwärts aus und spalten dabei die Wand des Herzbeutels (*pc*), oder das Pericard einerseits von der seitlichen und vorderen Brustwand, anderseits auch von der Oberfläche des Zwerchfelles ab.

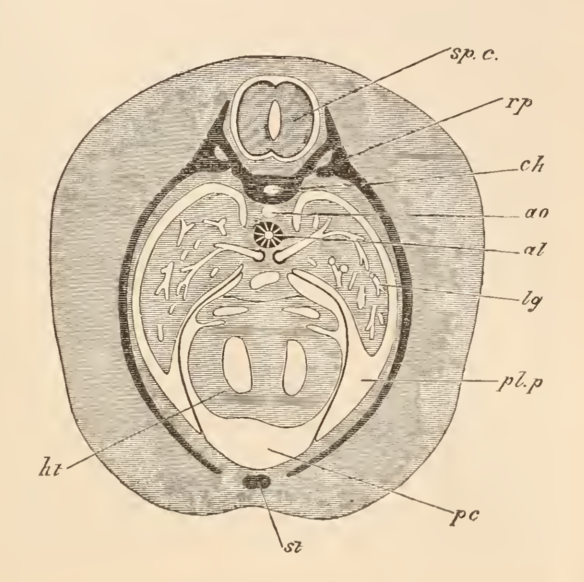


Fig. 281. Querschnitt durch einen älteren Kaninchenembryo, um die Umwachsung der Pericardialhöhle durch die Pleurahöhlen zu zeigen. Aus Balfour.

ht Herz; *pc* Herzbeutel oder Pericardialhöhle; *plp* Brust- oder Pleurahöhle; *lg* Lunge, *al* Darmrohr; *ao* Rückenaorta; *ch* Chorda; *rp* Rippe; *st* Brustbein; *spc* Rückenmark.

So wird das Herz (*ht*) mit seinem Beutel Schritt für Schritt nach der Medianebene verdrängt, wo es zusammen mit den grossen Gefässen (*ao*), mit der Speiseröhre (*al*) und der Luftröhre eine Scheidewand, das Mediastinum, zwischen der stark vergrösserten linken und rechten Brusthöhle bilden hilft. Der Herzbeutel grenzt nur noch in einem kleinen Bezirk nach vorn an die Brustwand (*st*), nach unten an das Zwerchfell an.

Der zweite Factor ist die Isolirung der Leber vom primären Zwerchfell, mit welchem sie zum Septum transversum vereint war. Sie geschieht dadurch, dass am Rand der Leber das Bauchfell, welches anfangs nur ihre untere Fläche überzieht, auch auf die obere Fläche sich schlägt und sie vom primären Zwerchfell ablöst. Ein Zusammenhang erhält sich nur nahe der Rumpfwand. So erklärt sich die Entwicklung des Kranzbandes (Lig. coronarium hepatis), welches in dem Abschnitt, der über den Bandapparat der Leber gehandelt hat (Seite 258), unberücksichtigt bleiben musste.

Das Zwerchfell erhält schliesslich noch seine bleibende Beschaffenheit, indem von der Rumpfwand Muskeln in die Bindegewebslamelle hineinwachsen.

c) Die Umwandlungen im Bereiche des Arteriensystems.

Die Entwicklung der grossen, in der Nähe des Herzens gelegenen Arterienstämme bietet in vergleichend-anatomischer Hinsicht grosses Interesse dar. Wie bei allen Wirbelthieren wenigstens fünf Paare von Schlundbogen zu beiden Seiten des Schlunddarms angelegt werden, dauernd bei den kiemenathmenden Fischen, Dipneusten und einem Theil der Amphibien, vorübergehend bei den höheren Wirbelthieren, so entstehen auch an den entsprechenden Stellen von Seiten des Gefässsystems fünf Paar Gefässbogen (Fig. 282, 1—5). Ihren Ursprung nehmen sie von dem unterhalb des Schlunddarms verlaufenden Truncus arteriosus (*a*) (Fig. 282 und 283), ziehen dann den Schlundbogen entlang zur Rückenfläche des Embryo empor und verbinden sich hier auf beiden Seiten der Wirbelsäule zu Längsgefässen, den beiden primitiven Aorten (Fig. 283 *ad*). Sie werden daher auch als die Aortenbogen, besser aber wohl als die Schlundbogengefässe bezeichnet.

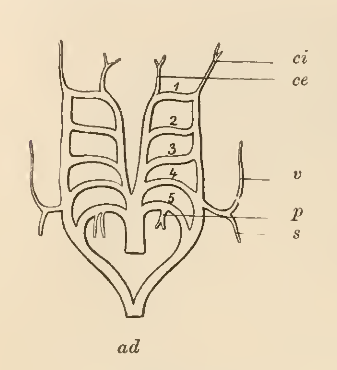


Fig. 282. Schema der Anordnung der Schlundbogengefässe von einem Embryo eines amnioten Wirbelthieres.

1—5 erster bis fünfter Aortenbogen; *ad* Aorta dorsalis; *ci* Carotis interna; *ce* Carotis externa; *v* Vertebralis; *s* Subclavia; *p* Pulmonalis.

Bei den niederen, durch Kiemen athmenden Wirbelthieren gewinnen die Gefässe eine Bedeutung für den Athmungsprocess, indem sich aus dem Schleimhautüberzug der Schlundbogen zahlreiche Kiemenblättchen entwickeln. In Folge dessen verlieren sie frühzeitig ihre einfache Beschaffenheit. Ihr ventrales Anfangsstück giebt zahlreiche

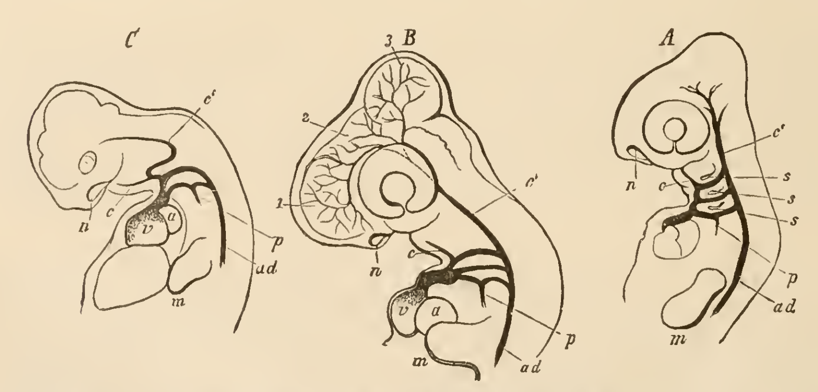


Fig. 283. Entwicklung der grossen Arterienstämme, dargestellt an Embryonen *A* einer Eidechse, *B* des Hühnchens, *C* des Schweines. Nach Rathke.

Bei allen sind die beiden ersten Arterienbogen verschwunden. In *A* und *B* bestehen der dritte, vierte und fünfte noch vollständig, in *C* sind nur die beiden letzten noch vollständig.

p Lungenarterie aus dem fünften Bogen entspringend, aber durch einen Ductus Botalli noch mit der Rückenaorta verbunden; *c*, *c'* äussere, innere Carotis; *ad* Rückenaorta; *a* Vorhof; *v* Ventrikel; *n* Nasengrube; *m* Anlage der Vordergliedmaassen.

Aestchen an die Kiemenblättchen ab, in denen sie sich in dichte Capillarnetze auflösen; aus diesen sammelt sich das Blut wieder in Venenstämmchen, die in das obere Ende des Schlundbogengefässes einmünden. Je stärker die ventralen und dorsalen Seitenäste werden, um so mehr wird das Schlundbogengefäss in seinem mittleren Theil unscheinbar. Dann hat es sich aufgelöst in ein Anfangsstück, die Kiemenarterie, die sich in zahlreichen Aesten zu den Kiemenblättchen begiebt, und in ein oberes Stück, die Kiemenvene, welche das Blut wieder aufnimmt. Beide hängen unter einander nur durch dichte Capillarnetze zusammen, welche bei ihrer oberflächlichen Lage in der Schleimhaut für die Entgasung des Blutes die geeigneten Bedingungen bieten.

Da sich nun bei den Amnioten keine Kiemenblättchen entwickeln, kommt es bei ihnen auch nicht zur Bildung von Kiemenarterien und -Venen, sondern es behalten die Schlundbogengefässe ihre ursprünglich einfache Beschaffenheit. Sie sind aber zum Theil nur von kurzem Bestand; bald erleiden sie dadurch, dass grössere Strecken vollständig zurückgebildet werden, tiefgreifende Metamorphosen, die sich bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren in etwas verschiedener Weise vollziehen. Hier soll nur eine Darstellung vom Menschen gegeben werden.

Schon bei wenige Millimeter langen menschlichen Embryonen theilt sich der aus dem einfachen Herzschlauch hervorgehende Truncus arteriosus in der Nähe des ersten Visceralbogens in einen linken und einen rechten Ast, welche den Schlunddarm umfassen und oben in die beiden primitiven Aorten übergehen. Es ist das erste Paar der Schlundbogengefässe. An nur wenig älteren Embryonen nimmt ihre Anzahl rasch zu dadurch, dass neue Verbindungen zwischen dem ventralen Truncus arteriosus und den dorsalen primitiven Aorten entstehen. Bald kommt noch ein zweites, ein drittes, ein viertes und schliesslich ein fünftes Paar zum Vorschein in derselben Reihenfolge, in der auch beim Menschen wie bei den übrigen Vertebraten die Schlundbogen hinter einander angelegt worden sind.

Die fünf Paar Gefässbogen geben schon frühzeitig an die benachbarten Organe Seitenäste ab, unter welchen mehrere eine grössere Bedeutung gewinnen und zur Carotis externa und interna, zur Vertebralis und Subclavia, sowie zur Pulmonalis werden. Die Carotis externa (Fig. 282 *c.e.* u. 283 *c.*) entspringt aus dem Anfang des ersten Schlundbogengefässes und wendet sich zur Ober- und Unterkiefergegend. Die Carotis interna (*ci* u. Fig. 283 *c'*) entsteht ebenfalls aus ihm, aber weiter dorsalwärts dort, wo es in die Aortenwurzeln umbiegt; sie leitet das Blut zum embryonalen Gehirn und dem sich entwickelnden Augapfel (Arteria ophthalmica). Von der dorsalen Strecke des vierten Gefässbogens (Fig. 282 4) wird ein Ast abgegeben, der sich bald in zwei Zweige spaltet, von denen sich einer kopfwärts zum verlängerten Mark und zum Gehirn begiebt, die Arteria vertebralis (*v*), der andere (*s*) die obere Extremität versorgt (Arteria subclavia). Beide Arterien verändern im Laufe der Entwicklung ihr Caliberverhältniss. Bei jungen Embryonen ist die Vertebralis die weitaus bedeutendere, während die Subclavia nur einen kleinen unscheinbaren Seitenzweig darstellt. Je mehr aber die obere Extremität an Grösse zunimmt, um so mehr bildet sich die Subclavia zum Hauptstamm aus, und sinkt die Vertebralis zum Rang eines Nebenastes herab. Vom fünften Bogen endlich sprossen

kleine Zweige zu den sich entwickelnden Lungen hervor (Fig. 282 und 283 *p*).

Wie die kurze Skizze zeigt, ist die Anlage der aus dem Herzen entspringenden Arterienstämme ursprünglich eine streng symmetrische. Frühzeitig aber treten Verkümmerungen einzelner Gefässstrecken bis zum vollständigen Schwund ein; dabei wird auch die symmetrische allmählich in eine asymmetrische Anordnung umgewandelt.

Zur Veranschaulichung dieser Umwandlung diene das nebenstehende Schema (Fig. 284), auf welchem die sich rückbildenden Strecken der Gefässbahn hell gelassen, die weiter functionirenden aber durch eine schwarze Linie markirt sind.

Zuerst verschwindet, schon mit dem Eintritt der Nackenbeuge, der erste und zweite Gefässbogen, die Verbindungsstrecke ausgenommen, durch welche das Blut zur Carotis externa (*b*) strömt.

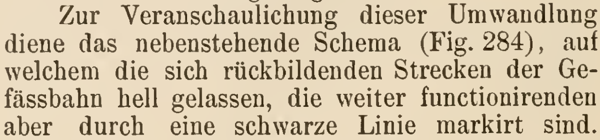


Fig. 284. Schematische Darstellung der Umwandlung der Schlundbogengefässe beim Säugethier. Nach Rathke.

a Carotis interna; *b* Carotis externa; *c* Carotis communis; *d* Körperaorta; *e* vierter Bogen der linken Seite; *g* linke, *k* rechte Vertebralarterie; *h* linke, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite); *l* Fortsetzung der rechten Subclavia; *m* Lungenarterie; *n* Ductus Botalli derselben.

Der dritte Bogen (*c*) bleibt erhalten, verliert aber seinen Zusammenhang mit dem dorsalen Ende des vierten und leitet daher jetzt alles Blut nur nach dem Kopf in die Carotis interna (*a*) hinein, zu deren Anfangsstück er nunmehr geworden ist.

Die Hauptrollen bei der Metamorphose übernehmen der vierte und der fünfte Bogen (Fig. 283 *C*). Sie übertreffen bald alle anderen Gefässe an Grösse, und da sie dem Herzen am nächsten liegen, werden sie zu den beiden Hauptarterien, die aus ihm entspringen, zum Aortenbogen und zur Pulmonalis. Eine wichtige Veränderung vollzieht sich an ihrem Ursprung aus dem Truncus arteriosus, wenn der letztere durch die schon früher erwähnte Entwicklung einer Scheidewand seiner Länge nach getheilt wird. Dann bleibt der vierte Bogen (Fig. 284 *e*) mit dem aus der linken Kammer entspringenden Stamm (*d*) in Verbindung und erhält nur von der linken Kammer das Blut zugeführt. Der fünfte Bogen (*n*) dagegen bildet die Fortsetzung der aus der rechten Kammer hervorgehenden Hälfte (*m*) des Truncus arteriosus. Somit hat sich die im Herzen angebahnte Scheidung in zwei getrennte Blutströme auch noch auf die nächstgelegenen Gefässe fortgesetzt, doch nur eine kleine Strecke weit, da das vierte und fünfte Paar der Gefässbogen (Fig. 283) ihr Blut noch gemeinsam in die Aorta communis (*a d*) ergiessen, mit Ausnahme eines gewissen Quantums, das durch ihre Nebenäste theils zum Kopf (*c*, *c'*) und zur Oberextremität, theils zu den noch kleinen Lungen strömt. Allmählich aber setzt sich der so angebahnte Sonderungsprocess im peripheren Gefässgebiet noch weiter fort und führt schliesslich zur Entstehung eines vollständig getrennten grossen und kleinen Blutkreislaufes. Das Ziel wird erreicht durch Verkümmerung einzelner Gefässstrecken und Zunahme anderer.

Bald macht sich ein Uebergewicht der linksseitigen über die rechtsseitigen Gefässbogen bemerkbar (Fig. 284). Erstere werden immer weiter und grösser, während die der rechten Seite immer unscheinbarer werden und schliesslich streckenweise vollständig verkümmern. Sie erhalten sich bloss insoweit, als sie das Blut in die aus ihnen entspringenden und zum Kopf, den oberen Extremitäten und den Lungen gehenden Seitenäste führen. Vom rechten Aortenbogen bleibt mithin blos die Strecke erhalten, welche die rechte Carotis communis (*c*) und die rechte Subclavia (*i*+*l*) abgiebt. Wir bezeichnen sein Anfangsstück als die Arteria anonyma brachiocephalica. Somit wäre jetzt das bleibende Verhältniss erreicht. Der Rest des rechten vierten Gefässbogens erscheint nur noch als ein Seitenast der Aorta (*e*), die auf der linken Körperhälfte einen Bogen bildet und hier als weitere Seitenäste die Carotis communis sin. (*c*) und Subclavia sin. (*h*) entsendet.

Vom 5. Gefässbogen bildet sich der rechte Theil ebenfalls zurück, bis auf die Strecke, welche das Blut zum rechten Lungenflügel leitet. Auf der linken Körperseite dagegen erhält sich der Pulmonalbogen noch längere Zeit und lässt hier einerseits das Blut zum linken Lungenflügel, andererseits durch den sogenannten Ductus arteriosus Botalli (*n*) in die Aorta strömen. Nach der Geburt aber bildet er sich gleichfalls zurück in Zusammenhang mit der Lungenathmung. Denn wenn sich die Lungen mit den ersten Athemzügen ausweiten, sind sie im Stande, eine grössere Quantität Blut in sich aufzunehmen. Die Folge ist, dass in den Ductus Botalli kein Blut mehr einströmt, und dass er sich in einen Bindegewebsstrang, in das Ligamentum Botalli umwandelt, welches eine Verbindung zwischen der Aorta und Pulmonalis herstellt.

Ausser den namhaft gemachten Rückbildungen vollziehen sich währenddessen noch Lageveränderungen an den grossen vom Herz entspringenden Gefässstämmen. Sie rücken zugleich mit dem Herzen aus der Halsgegend in die Brusthöhle herab. Hieraus erklärt sich der eigenthümliche Verlauf des Nervus laryngeus inf. oder recurrens. Zur Zeit, wo der vierte Gefässbogen noch vorn in seinem Bildungsgebiet am vierten Visceralbogen gelegen ist, giebt der Vagus an den Kehlkopf ein kleines Aestchen ab, welches, um zu seinem Endbezirk zu gelangen, von unten her den Gefässbogen umfasst. Wenn nun dieser nach abwärts wandert, so muss durch ihn der Nervus laryngeus mit herabgezogen werden und eine Schlinge bilden, deren einer Schenkel oben vom Vagus abgegeben wird, in die Brusthöhle hinabläuft, auf der linken Seite um den Aortenbogen, auf der rechten Seite um die Subclavia sich herumschlägt und in den zweiten Schenkel übergeht, welcher eine rückläufige Bewegung nach oben bis zu seinem Innervationsgebiet durchmacht.

Die abgehandelten Entwicklungsprocesse werfen auch ein Licht auf eine Summe von Abnormitäten, die ziemlich häufig bei den grossen Ge-

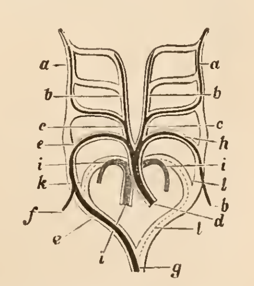


Fig. 285. Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen bei den Vögeln. Nach RATHKE.

a innere, *b* äussere Carotis; *c* Carotis communis; *d* Körperaorta; *e* vierter Bogen der rechten Seite (Aortenwurzel); *f* rechte Subclavia; *g* Rückenaorta; *h* linke Subclavia (vierter Bogen der linken Seite); *i* Lungenarterie; *k* und *l* rechter und linker Ductus Botalli der Lungenarterien.

fässstämmen beobachtet werden. Ich werde von denselben wenigstens 2 der wichtigsten Fälle anführen und erklären.

Zuweilen erhält sich im Bereich der vierten Schlundbogengefässe das ursprünglich symmetrische Verhältniss. Die Aorta theilt sich beim Erwachsenen in einen linken und einen rechten Gefässbogen, welche das Blut in die unpaare Aorta hinleiten. Aus jedem derselben entspringt wie beim Embryo für sich eine Carotis communis und eine Subclavia.

Eine andere Abnormität kommt dadurch zu Stande, dass sich der Aortenbogen statt auf der linken Seite des Körpers auf der rechten entwickelt, ein Verhältniss, welches in der Klasse der Vögel (Fig. 285) als dauernder Befund angetroffen wird. Es hängt diese Missbildung immer mit einer veränderten Lage der Brustorgane, einem Situs inversus viscerum, zusammen.

Von den anderen grossen Arterienstämmen des Körpers ist mit wenig Worten auf die Umbildung der primitiven Aorten einzugehen. Wie bei den übrigen Wirbelthieren (Fig. 107 *ao*) werden auch beim Menschen eine linke und eine rechte Aorta angelegt. Sie rücken aber später dicht zusammen und verschmelzen unter einander. Hieraus erklärt sich wieder eine Abnormität, die allerdings sehr selten beim Menschen zur Beobachtung gekommen ist. Die Aorta ist in eine linke und eine rechte Hälfte durch eine Längsscheidewand zerlegt: es ist also der Verschmelzungsprocess nicht bis zu Ende vollständig durchgeführt worden.

Als Seitenäste giebt die Aorta frühzeitig ab die unpaare Mesenterica sup. und Mesenterica inferior zum Darmcanal, ferner nahe ihrem hinteren Ende die beiden ansehnlichen Nabelgefässe (Arteriae umbilicales) (Fig. 119 *Al*). Diese verlaufen von der hinteren Wand des Rumpfes an der Seite der Beckenhöhle nach vorn zur Allantois, die sich später in Harnblase und Urachus sondert, biegen hier um und ziehen zu beiden Seiten derselben in der Bauchwand zum Nabel, treten in die Nabelschnur ein und lösen sich in der Placenta in ein Capillarnetz auf, aus welchem sich das Blut wieder in den Nabelvenen (Venae umbilicales) sammelt. Während ihres Verlaufes in der Beckenhöhle geben die Nabelarterien anfangs unscheinbare Seitenäste ab, die Iliacae internae zu den Beckeneingeweiden, die Iliacae externae zu den als kleine Höcker am Rumpfe hervorsprossenden Extremitäten. Je mehr diese bei älteren Embryonen an Grösse zunehmen, um so ansehnlichere Gefässe werden die Iliacae externae und die ihre Fortsetzung bildenden Femorales.

Nach Abgabe der beiden Nabelarterien ist die Aorta schwächer geworden und erstreckt sich nur noch bis zum Ende der Wirbelsäule als ein unscheinbares Gefäss, als Aorta caudalis oder Sacralis media.

Mit der Geburt tritt auch in diesem Abschnitt des Arteriensystems noch eine wichtige Veränderung ein. Mit der Ablösung der Nabelschnur können die Nabelarterien kein Blut mehr in sich aufnehmen, sie veröden daher mit Ausnahme ihres Anfangsstückes, das die beiden Iliacae internae und externae als Seitenzweige abgegeben hat und nun als Iliaca communis bezeichnet wird. Aus den sich rückbildenden Gefässbahnen aber gehen zwei Bindegewebsstränge hervor, die seitlichen Blasennabelbänder (Ligamenta vesicoumbilicalia lateralia), welche links und rechts von der Blase zum Nabel ziehen.

d) Umwandlungen im Bereiche des Venensystems.

Auf dem schwierigen Gebiete, mit welchem wir uns in diesem Abschnitt zu beschäftigen haben, bilden die älteren, vortrefflichen Arbeiten von Rathke und die neueren, verdienstlichen Untersuchungen von His die Grundlage unseres Wissens. Sie zeigen uns, dass ursprünglich alle Hauptstämme des Venensystems, mit Ausnahme der unteren Hohlvene, paarig und symmetrisch angelegt werden. Dies gilt sowohl für die Stämme, welche das Blut aus den Rumpfwandungen und vom Kopfe aufnehmen, als auch für die Venen des Darmrohrs und der aus ihm entstandenen embryonalen Anhänge.

Was zunächst die Rumpfvenen betrifft, so sammelt sich das venöse Blut am Kopfe in den beiden Jugularvenen (Fig. 280 *vj* und Fig. 286 *A je*, *ji*), welche dorsal von den Schlundspalten nach abwärts ziehen und sich in der Gegend des Herzens mit den Cardinalvenen verbinden (Fig. 280 *v.ca* und Fig. 286 *A ca*). Diese steigen in entgegengesetzter Richtung von unten nach oben in der hinteren Rumpfwand empor und nehmen das Blut besonders aus den Urnieren in sich auf. Aus dem Zusammenfluss beider Venen entstehen die Cuvier'schen Gänge (Fig. 280, 286 *dc*), aus denen sich später die beiden oberen Hohlvenen entwickeln. Eine derartige symmetrische Anordnung zeigt das Rumpfvenensystem zeitlebens bei den Fischen.

Die Cuvier'schen Gänge nehmen eine Strecke weit in der Seitenwand der Herzbeutelbrusthöhle von oben nach unten ihren Weg und treten von hier, um zum Vorhof des Herzens zu gelangen, in das Septum transversum ein (Mesocardium laterale Kölliker's). Dieses wichtige embryonale Gebilde stellt einen Sammelpunkt für alle in das Herz einmündenden Venenstämme dar. In ihm gesellen sich zu den Cuvier'schen Gängen auch noch die Eingeweidevenen hinzu (Fig. 279 *Vom* u. *Vu* und Fig. 280 *dv* u. *nv*), die paarigen Dotter- und Nabelvenen.

Die beiden Dottervenen (Venae omphalomesentericae) führen das Blut aus dem Dottersack zurück, sie sind die beiden ältesten und stärksten Venenstämme des Körpers, werden aber in demselben Maasse unscheinbarer, als der Dottersack zum Nabelbläschen einschrumpft. Sie laufen nahe bei einander am Darmrohr entlang und kommen seitlich von Duodenum und Magen zu liegen, wo sie schon frühzeitig durch quere Anastomosen verbunden werden.

Auch die Nabelvenen (Venae umbilicales) sind ursprünglich doppelt. Anfangs sehr klein, werden sie später, im Gegensatz zu den Dottervenen, immer ansehnlicher, je bedeutender sich die Placenta entwickelt, aus welcher sie das Blut zum Embryo zurückleiten. Im embryonalen Körper finden sich die Nabelvenen am Beginn ihres Auftretens in die seitliche Bauchwand (Fig. 279 *Vu*) eingebettet, in welcher sie ebenfalls zum Septum transversum hinziehen. Hier ergiessen sie ihr Blut mit den beiden Cuvier'schen Gängen und den zwei Dottervenen zusammen in einen gemeinsamen unpaaren Sammelbehälter (den Sinus reuniens von His (Fig. 279 *sr*, Fig. 280). Erst dieser mündet in den nach oben an das Septum transversum dicht angrenzenden Vorhof des Herzens ein.

Später als alle diese paarigen Stämme wird die untere Hohlvene angelegt (Fig. 286 *A ci*). Sie tritt von Anfang an als ein unschein-

bares, unpaares Gefäss (beim Kaninchen am zwölften Tage (HOCHSTETTER) rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf und verbindet sich caudalwärts mit den Cardinalvenen durch seitliche Anastomosen. Am Herzen mündet sie in den Sinus reuniens.

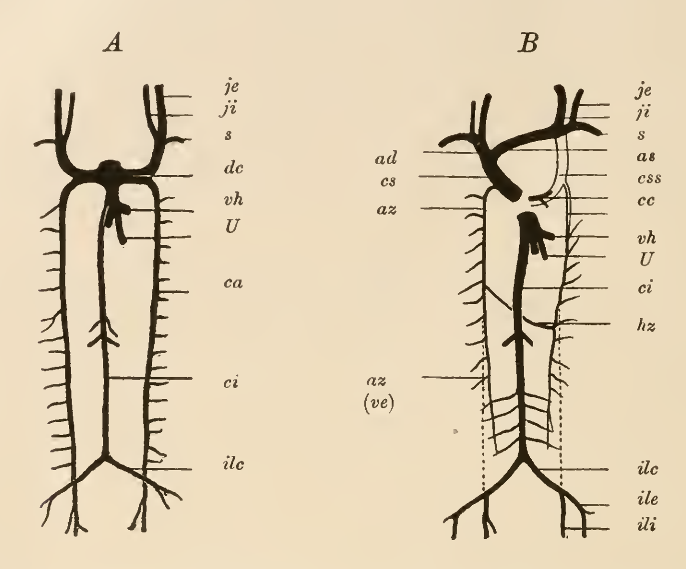


Fig. 286. Schema zur Entwicklung des Körpervenensystems.
dc Ductus Cuvieri; *je*, *ji* Vena Jugularis externa, interna; *s* V. subclavia; *vh* Vena hepatica revehens; *U* Vena umbilicalis; *ci* Vena cava inferior; *ca* V. cardinalis; *ilc* V. iliaca communis; *ad*, *as* Vena anonyma brachiocephalica dextra und sinistra; *cs* V. cava superior; *css* verkümmertes Stück der Vena cava superior sinistra; *cc* V. coronaria cordis; *az* V. azygos; *ve* V. vertebralis; *hz* V. hemiazygos; *ile* V. iliaca externa; *ili* Vena iliaca interna.

Von dieser Urform des Venensystems sind die bleibenden Verhältnisse beim Menschen abzuleiten. Hierbei treten besonders drei Umwandlungen in den Vordergrund. 1) Die Venen münden statt in einen Sinus reuniens direct in den Herzvorhof ein. 2) Die symmetrische Anordnung im Gebiet der oberen Hohlvenen macht einer asymmetrischen Platz unter Rückbildung oder Verkümmerung einiger Hauptstämme. 3) Mit der Entwicklung der Leber bildet sich ein besonderer Pfortaderkreislauf aus.

Die erstgenannte Umwandlung vollzieht sich in der Weise, dass der Sinus reuniens selbst in den Vorhof mit aufgenommen wird. Zuerst in dem Septum transversum eingeschlossen, hebt er sich über das obere Niveau desselben hervor, löst sich von ihm ab und kommt als Anhang des Vorhofs in die vordere Rumpfhöhle zu liegen. Schliesslich verschmilzt er vollständig mit dem Herzen und liefert den glatten Bezirk der Vorhofswand, welcher der Kammmuskeln entbehrt (HIS). In ihm finden sich die getrennten Mündungen der CUVIER'schen Gänge, der späteren oberen Hohlvenen und eine besondere Mündung für die von unten kommenden Eingeweidevenen (für die spätere Cava inferior).

Die Umwandlungen im Gebiet der CUVIER'schen Gänge beginnen mit einer Veränderung ihrer Lage. Ihr Verlauf von oben nach unten wird ein steilerer. Dabei treten sie ebenso, wie der Sinus reuniens, aus dem

Niveau des Septum transversum und der seitlichen Rumpfwand nach innen hervor und heben die sie überziehende seröse Membran als eine sichelförmige Falte empor, die zur Bildung des Herzbeutels beiträgt und schon früher als Pleuro-pericardialfalte beschrieben wurde. Indem dieselbe mit dem Mittelfell verwächst, gerathen die Cuvier'schen Gänge aus der Rumpfwand in dieses hinein und kommen in der Medianebene näher an einander zu liegen. Von ihren Zuflussbahnen gewinnen die Jugularvenen immer mehr die Oberhand über die Cardinalvenen aus einer dreifachen Ursache (Fig. 286 *B*). Einmal eilt der obere Körperabschnitt und namentlich das Gehirn im Wachsthum dem hinteren Körperabschnitt weit voraus, und zweitens erwächst in diesem den Cardinalvenen eine Concurrenz in der unteren Hohlvene, welche an ihrer Stelle die Ableitung des Blutes übernimmt. Drittens münden, wenn sich die vorderen Gliedmaassen anlegen, noch die Venae subclaviae (*s*) in die jugulares ein. In Folge dessen erscheint jetzt ihr unterer Abschnitt von der Einmündung der Subclavia an als die unmittelbare Fortsetzung des Cuvier'schen Ganges und wird mit ihm zusammen als obere Hohlvene bezeichnet.

Zwischen linker und rechter Seite besteht ein Unterschied in der Verlaufsrichtung der oberen Hohlvenen, welcher, wie Gegenbaur hervorhebt, für die sich beim Menschen ausbildende Asymmetrie die Veranlassung wird. Während die rechte, obere Hohlvene (Fig. 286 *B cs*) mehr gerade von oben nach unten zum Herzen herabsteigt, muss die linke (*css*) einen etwas längeren Weg beschreiben. Mit ihrem Endabschnitt krümmt sie sich von links nach rechts um die hintere Wand der Vorkammer, wo sie in die Kranzfurche eingebettet wird und noch das Blut aus den Kranzvenen (*cc*) des Herzens aufnimmt.

Bei den Reptilien, Vögeln und vielen Säugethieren erhält sich ein derartiges Stadium mit zwei oberen Hohlvenen dauernd, beim Menschen besteht es nur in den ersten Monaten. Dann kommt es zu einer theilweisen Rückbildung der linken oberen Hohlvene. Eingeleitet wird die Rückbildung dadurch, dass sich zwischen dem linken und rechten Stamme eine quere Anastomose (Fig. 286 *as*) ausbildet. Diese leitet das Blut von der linken auf die rechte Seite über, wo die Bedingungen für den Rückfluss des Blutes zum Herzen, wie oben angedeutet wurde, günstigere sind. In Folge dessen wird der Endabschnitt der rechten Hohlvene bedeutend stärker, der linken dagegen in demselben Grade schwächer. Schliesslich tritt hier eine vollständige Verödung der Blutbahn ein (*css*) bis auf den in die Kranzfurche eingeschlossenen Endabschnitt (*cc*). Letzterer erhält sich offen, da ihm die Herzvenen Blut zuführen, und wird jetzt als Sinus coronarius unterschieden.

Ein in mancher Beziehung ähnlicher Vorgang wiederholt sich bei den Cardinalvenen. Dieselben sammeln das Blut aus den Urnieren und der linken Rumpfwand bis in die Beckenhöhle hinein und nehmen auch, wenn die hinteren Extremitäten hervorsprossen, die Venae crurales auf (Fig. 286 *A ca*). So sind sie ursprünglich, wie bei den Fischen, die Hauptsammelstämme der hinteren Rumpfhälfte. In der Folgezeit aber verlieren sie an Bedeutung, indem an ihre Stelle die untere Hohlvene (*ci*) tritt. Sie verbinden sich nämlich mit letzterer jederseits durch einen Querast (*il. c*), welcher die spätere Iliaca communis darstellt. Hierdurch wird das Blut aus dem Beckenabschnitt der Cardinalvene, welchen man nun als Hypogastrica (Vena iliaca int. Fig. 286 *B il.i*) bezeichnen kann, und aus der Vena cruralis (iliaca ext. *il. e*) in die

untere Hohlvene übergeleitet. Die schon hierdurch geschädigten Cardinalvenen verlieren noch mehr durch die Schrumpfung des Wolff'schen Körpers; sie verkümmern vollständig in ihrem mittleren Abschnitt, was durch die punktirte Linie im Schema *B* der Fig. 286 angedeutet ist: sie bleiben nur mit ihrem vorderen, in die beiden oberen Hohlvenen mündenden Theile bestehen. Es hängt dies damit zusammen, dass währenddem sich neben den verkümmernden Cardinalvenen etwas einwärts von ihnen zwei neue Längsstämme entwickelt haben, die Venae vertebrales posteriores (Fig. 286 *az*, *ve*). Sie nehmen die Intercostalvenen auf und verbinden sich nach vorn mit den Cardinalvenen, die in Folge dessen von da an nicht verkümmern können, da sie das Blut aus den Vertebralvenen in die beiden oberen Hohlvenen überzuleiten haben.

Noch eine letzte Metamorphose findet endlich an den beiden Vertebralvenen (Fig. 286 *B*) statt. Durch eine Queranastomose verbinden sie sich hinter der Aorta unter einander. Wenn nun im vorderen Bereich des Körpers die linke obere Hohlvene (*c.ss*) schwindet, hat dies auch eine Asymmetrie in der hinteren Körperhälfte zur Folge, indem jetzt die linke Vertebralvene (*hz*) durch den Querast ihr Blut in den rechtsseitigen Stamm (*az*) ergiesst.

Somit ist nach vielen Umwegen der bleibende Zustand im Bereich des Rumpfvenensystems erreicht. Die Hauptstämme werden, wie das unten stehende Schema (Fig. 287) erläutert, als obere Hohlvene (*c.s*), als

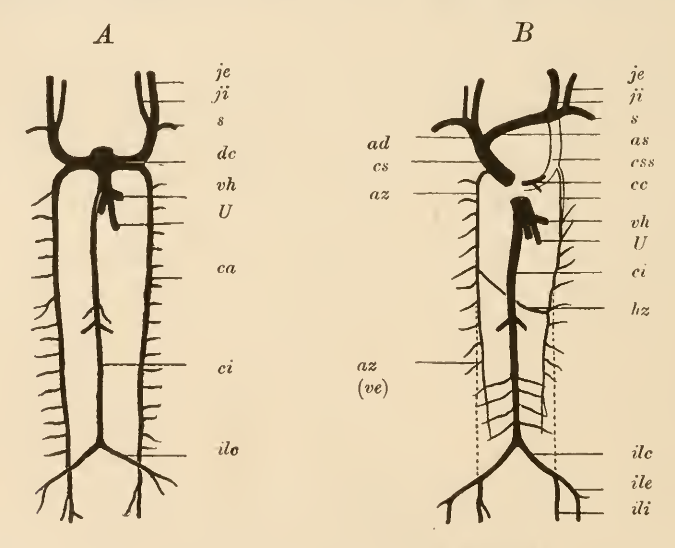


Fig. 287. Schema zur Entwicklung des Körpervenensystems.

dc Ductus Cuvieri; *je*, *ji* Vena Jugularis externa, interna; *s* V. subclavia; *vh* Vena hepatica revehens; *U* Vena umbilicalis; *ci* Vena cava inferior; *ca* V. cardinalis; *ilc* V. iliaca communis; *ad*, *as* Vena anonyma brachiocephalica dextra und sinistra; *cs* V. cava superior; *css* verkümmertes Stück der Vena cava superior sinistra; *cc* V. coronaria cordis; *az* V. azygos; *ve* V. vertebralis; *hz* V. hemiazygos; *ile* V. iliaca externa; *ili* Vena iliaca interna.

Vena anonyma brachiocephalica dextra (*ad*) und sinistra (*as*), als rechte und linke Vena jugularis (*ji*) und Subclavia (*s*), als Vena azygos (*az*) und hemiazygos (*hz*) unterschieden. Die Azygos ist aus der

rechten Vertebralvene mit dem oberen Ende der ursprünglichen Cardinalvene entstanden; die Anonyma brachiocephalica sinistra ist zum grössten Theil auf die Queranastomose zurückzuführen, durch welche sich linke und rechte obere Hohlvene in Verbindung gesetzt hatten.

Eine dritte Reihe von Umwandlungen, die wir jetzt noch in das Auge zu fassen haben, betrifft die Entwicklung eines Leberkreislaufs.

Derselbe erhält sein Blut auf verschiedenen Stadien der Embryonalentwicklung aus wechselnden Quellen, eine Zeit lang aus den Dottervenen, während eines zweiten Abschnitts aus der Nabelvene und nach der Geburt endlich wieder aus den Darmvenen, aus der Pfortader. Dieser dreifache Wechsel findet seine Erklärung in den Wachsthumsverhältnissen der Leber, des Dottersacks und der Placenta. Solange die Leber klein ist, genügt das vom Dottersack kommende Blut zu ihrer Ernährung. Wenn sie sich dann aber in sehr beträchtlicher Weise vergrössert, während der Dottersack im Gegentheil verkümmert, müssen andere Blutbahnen, jetzt die Nabelvenen, Ersatz schaffen. Wenn schliesslich der Placentarkreislauf mit der Geburt aufhört, können die Venenstämme des Darmcanals, die mittlerweile sehr ansehnlich geworden sind, den Bedarf decken.

Diese Gesichtspunkte sind im Auge zu behalten, um die wechselnden Circulationsverhältnisse in der Leber und die tiefgreifenden Veränderungen zu verstehen, denen die zur Leber in Beziehung tretenden Venenstämme, die Dotter- und Nabelvenen und die Pfortader, bei der wechselnden Blutzufuhr naturgemäss unterworfen sind.

Wenn die Lebergänge aus dem Duodenum in das ventrale Darmgekröse und Septum transversum hineinwachsen und Sprossen treiben, umfassen sie die beiden am Darm verlaufenden Dottervenen, die an dieser Stelle durch ringförmige, das Duodenum umfassende Queranastomosen (Sinus annularis, His) zusammenhängen (Fig. 280 *dv*). Sie werden von ihnen durch Abgabe von Seitenzweigen mit Blut versorgt. Je mehr sich die Leber vergrössert, um so ansehnlicher werden die Seitenzweige (Venae hepaticae advehentes) und lösen sich (Fig. 164) zwischen dem Netzwerk der Lebercylinder (*lc*) in ein Capillarnetz (*g*) auf, aus welchem sich am dorsalen Rande der Leber wieder stärkere ableitende Gefässe (Venae hepaticae revehentes) sammeln und das Blut in das am Vorhof einmündende Endstück der Dottervenen zurückführen. In Folge dessen wird die zwischen den Venae hepaticae advehentes und revehentes gelegene Bahn der Dottervene immer unscheinbarer und verödet schliesslich ganz, indem alles Blut vom Dottersack für den Leberkreislauf verwendet wird. Es vollzieht sich hier im Grossen derselbe Process wie bei den kiemenathmenden Wirbelthieren an den Gefässen der Schlundbogen, die auch mit der Entstehung der Kiemenblättchen in Kiemenarterien und Kiemenvenen mit einem dazwischen geschalteten Capillarnetz aufgelöst werden.

Schon frühzeitig nehmen die zwei Nabelvenen am Leberkreislauf Theil. Sie verlaufen ursprünglich von der Nabelschnur an in der vorderen Bauchwand (Fig. 279 *Vu*), aus welcher sie Seitenzweige beziehen, und treten dann über der Leberanlage in den Sinus reuniens (*Sr*). Sie schlagen somit einen ganz anderen Weg ein als später, wo sich das Endstück der Nabelvene unter der Leber vorfindet. Nach His findet diese Verlegung ihrer Bahn in folgender Weise statt: Die rechte Nabelvene verkümmert theilweise und wird, soweit sie erhalten bleibt, zu einer Bauchdeckenvene. Die linke Nabelvene

dagegen giebt am Septum transversum Anastomosen zu benachbarten Venen ab, von welchen eine sich unter der Leber zum Ringsinus der Dottervenen begiebt und dadurch einen Theil des Placentarblutes in den Leberkreislauf überleitet. Da bei ihrem raschen Wachsthum die Leber einer grossen Blutzufuhr bedarf, wird bald die Anastomose zur Hauptbahn und nimmt schliesslich unter Verkümmerung der ursprünglichen Strecke alles Nabelvenenblut auf. Dasselbe circulirt, mit dem Blut des Dottersacks gemischt, in den von den Dottervenen aus entwickelten Bahnen, in den Venae hepaticae advehentes und revehentes durch die Leber; es fliesst darauf in den Vorhof durch das Endstück der Dottervene. Da diese auch die noch unscheinbare untere Hohlvene in sich aufnimmt, so kann man sie schon jetzt als Herzende der unteren Hohlvene bezeichnen, im Hinblick auf die fertigen Zustände.

Während einer kurzen Periode muss alles Placentarblut, um zum Herz zu gelangen, erst den Leberkreislauf durchmachen. Ein directer Abfluss zur unteren Hohlvene durch den Ductus venosus Arantii existirt noch nicht. Ein solcher aber wird von dem Moment an nothwendig werden, wo durch das Wachsthum des Embryo und der Placenta das Nabelvenenblut an Menge so zugenommen hat, dass der Leberkreislauf es nicht zu fassen vermag. Dann entwickelt sich aus Anastomosen eine directere Zweigbahn, der Ductus venosus Arantii (Fig. 288 *d.A*) zwischen Nabel- (*n.v*) und unterer Hohlvene (*c.i''*) an der unteren Fläche der Leber. Es tritt so das Verhältniss ein, welches bis zur Geburt bestehen bleibt, dass an der Leberpforte das Placentarblut (*nv*) sich in zwei Ströme theilt; der eine Strom geht direct durch den Ductus venosus Arantii (*d.A*) in die untere Hohlvene (*ci.''*), der andere Strom macht den Umweg durch die Venae hepaticae advehentes (*ha.s* u. *ha.d*) in die Leber; er vermischt sich hier mit dem der Leber durch die Dottervene (*pf.a*) zugeführten Blut des Dottersacks und des inzwischen vergrösserten Darmcanals und gelangt schliesslich durch die Venae hepaticae revehentes (*hr*) gleichfalls in die untere Hohlvene (*c.i''*).

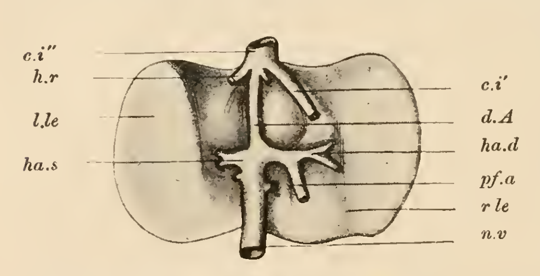


Fig. 288. Leber eines achtmonatlichen menschlichen Embryo von der unteren Fläche gesehen. Aus GEGENBAUR.

l.le linker Leberlappen; *r.le* rechter Leberlappen; *n.v* Nabelvene; *d.A* Ductus venosus Arantii; *pf.a* Pfortader; *ha.s*, *h.ad* Vena hepatica advehens sinistra und dextra; *h.r* Vena hepatica revehens; *c.i'* Cava inferior; *c.i''* Endstück der Cava inferior, welches die Venae hepaticae revehentes (*h.r*) aufnimmt.

Ueber die Entwicklung der Pfortader ist jetzt noch Einiges nachzutragen. Dieselbe ist in der Fig. 288 als ein unpaares Gefäss (*pf.a*) zu sehen. Sie mündet in die rechte zuführende Lebervene ein, bezieht ihre Ursprungswurzeln aus dem Gebiet des Darmcanals und führt von ihm das Venenblut in den rechten Leberlappen hinein. Ihre Entstehung leitet sich von den beiden primitiven Dottervenen her.

Nach der Darstellung von HIS verschmelzen die beiden Dotter-

venen auf der Strecke, wo sie dicht neben einander am Darmcanal hinlaufen; auf der Strecke dagegen, wo sie zur Leber treten und durch 2 ringförmige, das Duodenum umgreifende Anastomosen zusammenhängen, entsteht ein unpaarer Stamm, dadurch dass vom unteren Ring die rechte, vom oberen die linke Hälfte verkümmert. Die so entstandene Pfortader bezieht ihr Blut theils von dem Dottersack, theils von dem Darmcanal durch die Vena mesenterica. Die erste Quelle versiegt später mit der Rückbildung des Dottersacks, die andere aber wird immer ergiebiger mit der Vergrösserung des Darms, des Pancreas und der Milz und führt in den letzten Monaten der Schwangerschaft einen starken Strom der Leber zu.

Die Veränderungen, welche zur Zeit der Geburt noch eintreten, sind leicht zu verstehen (Fig. 288). Mit der Ablösung der Nachgeburt hört der Placentarkreislauf auf. Die Nabelvene (*nv*) führt kein Blut mehr der Leber zu. Ihre Strecke vom Nabel bis zur Leberpforte verödet und geht in ein faseriges Band (das Ligamentum hepato-umbilicale, oder teres hepatis) über. Desgleichen liefert der Ductus Arantii (*d. A*) das gleichnamige in der linken Sagittalfurche eingeschlossene Band (Ligamentum Arantii). Die linke und rechte Vena hepatica advehens (*has* und *had*) erhalten nun wieder ihr Blut, wie es am ersten Anfang der Entwicklung war, vom Darmcanal durch die Pfortader (*pf. a*).

Nachdem wir mit den morphologischen Vorgängen im Einzelnen bekannt geworden sind, schliesse ich den Abschnitt über das Gefässsystem mit einer kurzen Skizze des embryonalen Blutkreislaufes vor der Geburt. Für denselben ist characteristisch, dass noch keine Scheidung in zwei gesonderte Kreisläufe, in den grossen oder Körperkreislauf und in den kleinen oder Lungenkreislauf, erfolgt ist, dass ferner in den meisten Gefässen weder rein arterielles noch rein venöses, sondern gemischtes Blut circulirt. Rein arterielles Blut enthält nur die von der Placenta herkommende Nabelvene, von der aus wir den Kreislauf verfolgen wollen. An der Leber angelangt, theilt sich ihr Strom in zwei Arme. Ein Strom geht direct durch den Ductus Arantii in die untere Hohlvene und mischt sich mit dem venösen Blut derselben, welches von den hinteren Extremitäten und den Nieren zum Herzen zurückfliesst. Der andere Strom geht durch die Leber, wo sich ihm das venöse vom Darm herrührende Blut der Pfortader zugesellt, und gelangt auf diesem Umweg durch die Venae hepaticae revehentes gleichfalls in die untere Hohlader. Aus ihr fliesst das gemischte Blut in den rechten Vorhof, wird aber in Folge der Stellung der Eustachischen Klappe, und da das ovale Loch noch offen ist, durch dieses in den linken Vorhof zum grössten Theil übergeleitet. Der andere, kleinere Theil vermischt sich wieder mit dem venösen Blut, welches die obere Hohlvene vom Kopf, den oberen Extremitäten und durch die Azygos von den Rumpfwandungen gesammelt hat, wird in die rechte Kammer, von hier in die Pulmonalis getrieben. Diese giebt einen Theil ihres stark venösen Blutes an die Lungen, den anderen Theil durch den Ductus Botalli in die Aorta, wo er sich dem arterielleren aus der linken Kammer kommenden Strom hinzugesellt.

Das Blut der linken Kammer rührt besonders, wie schon oben bemerkt wurde, aus der unteren Hohlvene her, zum kleineren Theil aus den Lungen, welche ihr venöses Blut in den linken Vorhof ergiessen. Es wird in den Aortenbogen getrieben und theils durch seine Seitenäste an den Kopf und die oberen Gliedmaassen (Carotis communis, Subclavia)

abgegeben, theils nach abwärts in die Aorta descendens weitergeleitet, wo sich mit ihm der venösere Blutstrom aus dem Botalli'schen Gang von der rechten Herzkammer verbindet. Das gemischte Blut wird an den Darmcanal und die unteren Gliedmaassen vertheilt, hauptsächlich aber gelangt es durch die beiden Nabelarterien in die Placenta, wo es wieder arteriell gemacht wird.

In der Vertheilung des Blutes in dem vorderen und dem hinteren Körperabschnitt ist ein beachtenswerther Unterschied leicht zu erkennen. Der erstere erhält durch die Carotis und Subclavia ein arterielleres Blut zugeführt als der letztere, da sich dem Strom in der Aorta descendens noch das venösere Blut der rechten Kammer durch den Botalli'schen Gang hinzugesellt. Namentlich in der Mitte der Schwangerschaft ist dieser Unterschied bedeutender. Man hat hierauf das raschere Wachsthum des oberen Körpertheils im Vergleich zum unteren zurückzuführen versucht.

Wie die Skizze gezeigt hat, findet überall eine Vermischung verschiedener Blutarten statt; dieselbe ist freilich in den einzelnen Monaten des embryonalen Lebens keine gleichmässige, da ja die einzelnen Organe ihre Grösse in ungleicher Weise verändern, und da namentlich die Lungen später mehr Blut aufzunehmen im Stande sind, da ferner das ovale Loch und der Botalli'sche Gang in den letzten Monaten enger werden. In Folge dieser Momente gelangt schon vor der Geburt weniger Blut aus der unteren Hohlvene in den linken Vorhof und ebenso weniger Blut aus der Pulmonalarterie in die absteigende Aorta, als es in früheren Monaten der Fall war. So wird allmählich gegen das Ende der Schwangerschaft eine Scheidung in ein linkes und ein rechtes Herz mit ihren getrennten Blutbahnen eingeleitet. Vollständig wird dieselbe fast mit einem Schlag aber erst in Folge der Geburt.

Grosse Veränderungen werden jetzt herbeigeführt durch den Eintritt der Lungenathmung und durch den Wegfall des Placentarkreislaufs. Beide Momente wirken zusammen dahin, dass der Blutdruck im linken Herzen erhöht, im rechten Herzen herabgesetzt wird. Herabgesetzt wird der Blutdruck, da aus der Nabelvene kein Blut mehr in den rechten Vorhof einströmt und die rechte Kammer an die sich ausweitende Lunge mehr Blut abgeben muss. In Folge dessen schliesst sich der Botalli'sche Gang (Fig. 284 *n*) und wird dann zum gleichnamigen Band (Ligamentum Botalli) umgewandelt. Da ferner aus der Lunge mehr Blut jetzt in den linken Vorhof strömt, steigt in diesem der Druck, und da er im rechten Vorhofe gleichzeitig sinkt, kommt es in Folge der besonderen Klappenvorrichtungen zum Verschluss des ovalen Loches. Es legen sich nämlich die vordere und hintere Vorhofssichel (Valvula foraminis ovalis) mit ihren Rändern fest an einander und verwachsen.

Durch den Verschluss des ovalen Lochs aber und des Botalli'schen Ganges ist die vor der Geburt schon angebahnte Scheidung in einen grossen Körperkreislauf und einen kleinen Lungenkreislauf vollendet.

Zusammenfassung.

Entwicklung des Herzens.

1) In der ersten Anlage des Herzens lassen sich zwei verschiedene Typen bei den Wirbelthieren unterscheiden.

Erster Typus. Bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden, Amphibien entwickelt sich das Herz von Anfang an unpaar an der unteren Fläche der Kopfdarmhöhle, im ventralen Darmgekröse, welches dadurch in ein Mesocardium anterius und posterius zerlegt wird.

Zweiter Typus. Bei Vögeln und Säugethieren entwickelt sich das Herz aus zwei getrennten Hälften, welche nachträglich unter einander zu einem einfachen und dann wie beim ersten Typus gelagerten Schlauch verschmelzen.

2) Der zweite Typus ist von dem ersten abzuleiten und aus einer Anpassung an den grossen Dottergehalt des Eies zu erklären, indem sich das Herz schon zu einer Zeit anlegt, wo die Darmplatte noch auf dem Dotter flächenartig ausgebreitet und noch nicht zur Kopfdarmhöhle zusammengefaltet ist.

3) Die Zellen, welche sich zum Herzendothel vereinigen, spalten sich von einer in Wucherung begriffenen verdickten Stelle des Darmdrüsenblattes ab.

4) Das Herz legt sich bei allen Wirbelthieren zuerst in der Kopfhalsgegend hinter dem letzten Schlundbogen an.

5) Das hintere oder venöse Ende des einfachen Herzschlauchs nimmt das Blut aus dem Körper durch die Venae omphalo-mesentericae auf, das vordere oder arterielle Ende giebt durch den Truncus arteriosus das Blut an den Körper ab.

6) Der einfache Herzschlauch geht bei den amnioten Wirbelthieren durch eine Reihe von Metamorphosen, 1) durch Krümmungen, Einschnürungen und Lageveränderungen und 2) durch Bildung von Scheidewänden in seinem Innern in das aus zwei Kammern und zwei Vorhöfen zusammengesetzte Herz über.

7) Der gerade Schlauch nimmt die Form eines S an.

8) Der venöse Abschnitt des S kommt mehr dorsal, der arterielle mehr ventral zu liegen; beide setzen sich durch eine verengte Stelle, den Ohrcanal, gegen einander ab und sind jetzt als Vorhof und Kammer zu unterscheiden.

9) Der venöse Abschnitt oder der Vorhof treibt seitliche Ausstülpungen, die Herzohren, welche sich von hinten um den Truncus arteriosus herumlegen.

10) Die Scheidewandbildung, durch welche Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus in eine linke und eine rechte Hälfte abgetheilt werden, beginnt von vier verschiedenen Stellen aus.

a) Zuerst zerfällt die Kammer durch eine von der Herzspitze aus entstehende Scheidewand (Septum ventriculi) in eine durch den Sulcus interventricularis auch äusserlich bezeichnete linke und rechte Hälfte.

b) Zweitens theilt sich der ursprüngliche Ohrcanal, das spätere Ostium atrioventriculare durch das Septum intermedium, dessen

unterer Rand mit dem oberen Rand der Kammerscheidewand verschmilzt.

c) Im Vorhof bilden sich die vordere und die hintere Vorhofssichel, welche bis zur Geburt das ovale Loch begrenzen, dann aber durch Verschmelzung eine vollständige Scheidung herbeiführen.

d) Der Truncus arteriosus theilt sich in Pulmonalarterie und Aorta durch Entwicklung einer besonderen Scheidewand, welche zuerst oben beginnt, nach abwärts wächst und sich mit der Kammerscheidewand vereinigt.

11) Am Ostium atrioventriculare und am Ostium arteriosum bilden sich die ersten Anlagen der Klappen als nach innen vorspringende Verdickungen des Endocards (Endothelkissen).

Entwicklung der Hauptarterienstämme des Menschen und der Säugethiere.

12) Aus dem Truncus arteriosus entspringen fünf Paar Schlundbogengefässe (Aortenbogen), welche, den Schlundbogen entlang verlaufend, die Kopfdarmhöhle seitlich umfassen und sich dorsal zu den beiden primitiven Aorten vereinigen.

13) Die beiden primitiven Aorten verschmelzen frühzeitig zu der unpaaren, unter der Wirbelsäule gelegenen Aorta.

14) Von den fünf Paar Schlundbogengefässen bildet sich bei den Säugethieren das erste und das zweite Paar zurück, das dritte liefert das Anfangsstück der Carotis interna, der vierte Bogen wird auf der linken Seite zum Aortenbogen, auf der rechten Seite zur Arteria anonyma brachiocephalica und dem Anfangsstück der Subclavia; der fünfte Bogen giebt Aeste zur Lunge ab und wird zur Pulmonalarterie, bleibt aber auf der linken Seite bis zur Geburt durch den Ductus Botalli mit dem Aortenbogen in offener Verbindung, während das entsprechende Stück der rechten Seite verkümmert.

15) Nach der Geburt schliesst sich der Ductus Botalli und liefert das gleichnamige Band.

16) Von der Aorta gehen zwei Paar grössere Arterienstämme zu den embryonalen Anhangsorganen, die Dotterarterien (Arteriae omphalomesentericae) zu dem Dottersack, die Nabelarterien zum Harnsack und zum Mutterkuchen.

17) Die Dotterarterien dienen dem Dotterkreislauf und verkümmern später mit der Rückbildung des Nabelbläschens.

18) Die Nabelarterien, welche mit der zunehmenden Entwicklung des Mutterkuchens immer ansehnlicher werden, entspringen vom Lendentheil der Aorta, ziehen in der seitlichen Beckenwand nach vorn, dann zur Seite der Blase an der Innenfläche des Bauches zum Nabel und Nabelstrang.

19) Die Nabelarterien geben die Iliaca interna zur Beckenhöhle, die Iliaca externa zur unteren Extremität ab.

20) Nach der Geburt verkümmern die Nabelarterien zum seitlichen Blasennabelband (Ligamentum vesico-umbilicale laterale), bis auf ihr Anfangsstück, das als Iliaca communis bestehen bleibt.

Entwicklung der Hauptvenenstämme.

21) Mit Ausnahme der unteren Hohlvene werden alle Venenstämme paarig und symmetrisch angelegt.

22) Die beiden Jugulares sammeln das Blut vom Kopf, die beiden Cardinalvenen vom Rumpf, besonders aber von den Urnieren.

23) Jugular- und Cardinalvenen verbinden sich jederseits zu den Cuvier'schen Gängen, die in querer Richtung aus der seitlichen Rumpfwand zum hinteren Ende des Herzens ziehen, in eine Querfalte der vorderen Rumpfwand, das Septum transversum, eingebettet.

24) Die beiden Dottervenen sammeln das Blut aus dem Dottersack und verlaufen vom Nabel an in dem ventralen Darmgekröse gleichfalls zum Septum transversum.

25) Die beiden Nabelvenen sammeln das Blut aus dem Mutterkuchen und verlaufen von der Insertion der Nabelschnur anfangs in der Bauchwand zum Septum transversum.

26) Im Septum transversum vereinigen sich Cuvier'sche Gänge, Dotter- und Nabelvenen zum Sinus reuniens, welcher später als selbständiges Gebilde schwindet und mit in den Herzvorhof eingezogen wird.

27) Die Cardinalvenen verlieren an Bedeutung 1) in Folge der Rückbildung der Urniere, und 2) dadurch, dass die untere Hohlvene den Haupttheil ihres Abflussgebietes (das Becken, hintere Extremitäten, Niere etc.) übernimmt.

28) Neben dem Mittelstück der Cardinalvenen, das sich ganz rückbildet, entstehen die parallel verlaufenden Vertebralvenen.

29) Die Cuvier'schen Gänge mit dem Anfang der Jugularvenen werden als obere Hohlvenen bezeichnet.

30) Eine Asymmetrie der Hauptvenenstämme wird hervorgerufen, indem sich sowohl die beiden oberen Hohlvenen, als auch die beiden Cardinal-vertebralvenen in ihrer Mitte durch Querstämme verbinden.

31) Da durch die Queranastomosen das Blut aus den Stämmen der linken Körperhälfte in diejenigen der rechten Hälfte mehr und mehr und schliesslich ganz übergeleitet wird, bildet sich das Endstück der oberen linken Hohlvene zurück bis auf einen kleinen, in der Kranzfurche des Herzens gelegenen Theil, der die Herzvenen aufnimmt und zum Sinus coronarius cordis wird. Ebenso schwindet das Herzende der linken Cardinalvene.

32) Aus der paarigen Anlage der Venenstämme gehen so die unpaare obere Hohlvene, der Sinus coronarius cordis, die Vena azygos und hemiazygos hervor.

33) Die Dottervenen, die später unpaar werden, erzeugen, wenn sich die Leber entwickelt, den Pfortaderkreislauf (Venae hepaticae advehentes und revehentes).

34) Die Nabelvenen, von welchen die rechte frühzeitig verkümmert, verlaufen ursprünglich in der Bauchwand über der Leber zum Sinus reuniens, dann geht die linke eine Anastomose mit der Dottervene unter der Leber ein, wodurch ihr Blutstrom sich am Pfortaderkreislauf betheiligt.

35) Aus einer Anastomose zwischen der Nabelvene und dem Herzende der unteren Hohlvene entsteht an der unteren Fläche der Leber der Ductus venosus Arantii, was eine Theilung des Nabelvenenblutes in zwei Strombahnen zur Folge hat.

36) Nach der Geburt verkümmert die Nabelvene zum Ligamentum teres hepatis, der Ductus venosus Arantii zum gleichnamigen Band, und die Venae hepaticae advehentes erhalten ihr Blut nur noch vom Endstück der ursprünglichen Dottervene oder der Pfortader, welche das Blut vom Darmcanal sammelt.

37) Das Septum transversum, in welchem die zum Herzen tretenden Venenstämme verlaufen, bildet den Ausgang für die Entwicklung des Zwerchfells und des Herzbeutels und stellt zuerst eine unvollständige Scheidewand zwischen Bauchhöhle und Herzbeutelbrusthöhle dar, welche jederseits von der Wirbelsäule noch unter einander zusammenhängen.

38) Zuerst sondert sich der Herzbeutel von der Brusthöhle 1) dadurch, dass die Cuvier'schen Gänge oder die späteren oberen Hohlvenen anstatt quer immer mehr schräg von oben nach unten verlaufen, sich vom Septum transversum loslösen und das Brustfell zu der von oben nach unten verlaufenden, nach innen vorspringenden Herzbeutelfalte erheben, und 2) dadurch, dass der Rand der Herzbeutelfalte mit dem Mediastinum posterius verschmilzt, in welchem Speiseröhre und Aorta eingeschlossen sind, wobei die oberen Hohlvenen in das Mediastinum mit übergewandert sind.

39) Die Brusthöhlen stellen eine Zeit lang dorsal vom Herzbeutel links und rechts von der Wirbelsäule gelegene, röhrenförmige Hohlräume dar, welche die sich entwickelnden Lungen aufnehmen und nach hinten noch mit der Bauchhöhle zusammenhängen.

40) Die beiden Brusthöhlen trennen sich von der Bauchhöhle, indem der dorsale Rand des Septum transversum mit Bauchfellfalten der hinteren Rumpfwand, den Pfeilern (Uskow's), verschmilzt.

41) Das Zwerchfell setzt sich aus einem ventralen Theil, dem Septum transversum, und einem dorsalen Theil, den Pfeilern, zusammen.

42) In das Septum transversum wächst die Leber bei ihrer ersten Anlage hinein, löst sich aber später von ihm ab und bleibt nur noch durch ihren Bauchfellüberzug, das Kranzband, mit dem Zwerchfell verbunden.

II. Die Entwicklung des Skelets.

Mit Ausnahme der Chorda dorsalis, welche ihren Ursprung vom inneren Keimblatt herleitet, ist das Skelet der Wirbelthiere ein Product des Zwischenblatts, entstanden aus einer Reihe geweblicher Metamorphosen, über welche schon oben im Allgemeinen ein kurzer Ueberblick gegeben worden ist. Ueber den bei höheren Wirbelthieren sehr complicirten Apparat sind viele Schriften erschienen, sowohl in entwicklungsgeschichtlicher, als auch namentlich in vergleichend-anatomischer Hinsicht. Trotzdem gehen noch in vielen Fragen, von denen nicht wenige freilich sich auf Detailverhältnisse beziehen, die Meinungen weit auseinander. Bei einer erschöpfenden Behandlung des Gegenstandes würde dieser Abschnitt einen sehr beträchtlichen Umfang gewinnen, mehr als es im Plan des Lehrbuchs liegt. Ich werde mich daher nur auf die wichtigeren Organisationsverhältnisse beschränken und verweise in Betreff des Uebrigen auf die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie.

Am Skelet der Wirbelthiere unterscheidet man zwei Hauptheile,

1) das Axenskelet, welches wieder in dasjenige des Rumpfes und des Kopfes zerfällt, und 2) das Extremitätenskelet. Das erstere ist das ältere und ursprünglichere, wie es denn allen Wirbelthieren zukommt; das letztere ist erst später entwickelt und wird in den niederen Abtheilungen noch ganz vermisst (Amphioxus, Cyclostomen).

A) Die Entwicklung des Axenskelets.

Die ursprüngliche Grundlage für das Axenskelet aller Wirbelthiere ist die Rückensaite oder Chorda dorsalis. Darunter versteht man ein biegsames, stabförmiges Gebilde, das in der Axe des Körpers unter dem Nervenrohr und oberhalb des Darmes und der Aorta gelegen ist. Es erstreckt sich vom Vorderende der Mittelhirnbasis bis zum Ende des Schwanzes.

Beim Amphioxus ist die Chorda der einzige, im ganzen weichen Körper vorhandene Skelettheil; bei niederen Wirbelthieren (Cyclostomen, Fischen und Amphibien) stellt sie auch beim erwachsenen Thiere noch ein mehr oder minder ansehnliches Organ dar, bei den Amnioten dagegen ist sie später fast vollständig rückgebildet und spielt nur in frühesten Entwicklungsstadien eine Rolle gleichsam als Vorläufer für höhere Formen des Axenskelets, die an ihre Stelle treten. Indem hinsichtlich der ersten Entwicklung der Chorda auf frühere Abschnitte des Lehrbuchs verwiesen wird, sei hier auf ihre weitere Umbildung noch näher eingegangen. Dieselbe ist eine verschiedene, je nachdem die Chorda zu einem wirklich functionirenden Organ wird oder sich bald rückzubilden beginnt.

Im ersteren Fall grenzt sich der Streifen embryonaler Chordazellen, wenn er sich vom Darmdrüsenblatt abgeschnürt hat, nach aussen durch Absonderung einer festen, homogenen Hülle, der Chordascheide, schärfer ab (Fig. 289 *cs*). Die Zellen vergrössern sich hierauf, indem sie Flüssigkeit in ihr Protoplasma aufnehmen, welches schliesslich nur noch eine dünne Wandschicht herstellt, sie umhüllen sich mit derben Membranen und gewinnen so ganz das Aussehen von Pflanzenzellen. Nur unter der Chordascheide selbst bleiben die Zellen klein und protoplasmatisch und bilden eine besondere Schicht, das Chordaepithel, welches durch Vermehrung und Umwandlung seiner Elemente eine Zunahme der Chordasubstanz herbeiführt.

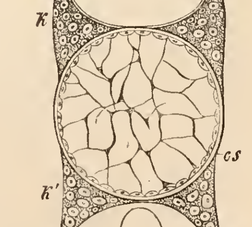


Fig. 289. Querschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Lachses. Nach Gegenbaur.

cs Chordascheide; *k* Neuralbogen; *k'* Hämalbogen; *m* Rückenmark; *a* Rückenaorta; *v* Cardinalvenen.

Die erste Zeit nach ihrer Entstehung grenzt die Chorda oben an das Nervenrohr, unten an das Darmdrüsenblatt, seitlich an die Ursegmente unmittelbar an. Dies ändert sich, sowie das Zwischenblatt zwischen den ersten embryonalen Anlagen auftritt. Es wächst dann eine Zellenschicht um die Chorda herum (Figur 233), breitet sich von hier nach oben um das Nervenrohr aus und giebt die Grundlage ab,

aus welcher sich die gegliederte Wirbelsäule und nach vorn zu im Bereiche der fünf Hirnblasen die Schädelkapsel entwickelt; sie hat daher den Namen der häutigen Wirbelsäule und der häutigen Schädelkapsel (häutiges Primordialcranium) erhalten; sie wird auch in einer passenderen Weise als skeletbildende Schicht, und besonders die Hülle, welche die Chorda einschliesst, als skeletogene Chordascheide bezeichnet.

Auch seitlich dehnt sich bei den Embryonen das Mesenchym aus, dringt in die Lücken zwischen den einzelnen Ursegmenten hinein und wandelt sich in dünne Bindegewebsplatten, die Zwischenmuskelbänder (Ligamenta intermuscularia, primitiver Wirbelbogen [Froriep]), um, durch welche die Rumpfmusculatur in einzelne Muskelsegmente (Myomeren) zerlegt wird. An der vorderen und der hinteren Fläche dieser Platten finden die Muskelfasern einen Ansatz und Stützpunkt.

Ein derartiger Zustand erhält sich dauernd beim Amphioxus lanceolatus. Die Chorda mit ihrer Scheide ist der einzige festere Skelettheil. Faseriges Bindegewebe (häutige Wirbelsäule) hüllt sie und das Nervenrohr ein und entsendet in die Rumpfmusculatur die Zwischenmuskelbänder.

Wenn man bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere die Entwicklung des ursprünglich häutigen Gewebes in der Umgebung der Chorda und des Nervenrohrs weiter verfolgt, so sieht man, dass dasselbe nach einander zwei Metamorphosen erfährt, dass es zunächst theilweise verknorpelt, und dass später die knorpeligen Stücke in Knochengewebe umgewandelt werden. Oder mit anderen Worten: die zuerst angelegte häutige Wirbelsäule geht bald in eine knorpelige über und diese wird wieder durch eine knöcherne ersetzt, und ebenso wandelt sich das häutige Primordialcranium in ein knorpeliges und dieses wieder in die knöcherne Schädelkapsel um.

Die in der Entwicklung der höheren Wirbelthiere einander folgenden drei Stadien treten uns auch bei einer vergleichend-anatomischen Untersuchung des Axenskelets in der Reihe der Wirbelthiere entgegen in der Weise, dass der Zustand, welcher in vielen Classen nur embryonal als ein vorübergehender erscheint, in niederen Thierclassen sich als bleibender erhält. Wie Amphioxus ein häutiges Axenskelet besitzt, so sind uns die Selachier und einige Ganoiden Repräsentanten für das Stadium der knorpeligen Wirbelsäule. Cyclostomen, Chimären und Dipneusten können als Uebergangsformen betrachtet werden. Von allen übrigen Wirbelthieren wird in mehr oder minder vollständiger Weise der dritte Ausbildungsgrad des Axenskelets erreicht.

Es ist dies wieder ein sehr lehrreiches Beispiel, deren die Entwicklungsgeschichte des Skelets noch viele darbietet, von dem Parallelismus, der zwischen der Entwicklungsgeschichte des Individuums und der Thierstämme besteht; es lehrt, wie entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Forschung sich gegenseitig ergänzen.

Bei der genaueren Darstellung der Verhältnisse, die bei der Entstehung des knorpeligen und des knöchernen Axenskelets zur Beobachtung kommen, will ich mich auf den Menschen und die Säugethiere beschränken, und da zwischen dem hinteren, das Rückenmark einschliessenden Abschnitt und dem vorderen, die Hirnblasen umhüllenden, grosse Verschiedenheiten herrschen, werde ich sie getrennt besprechen.

a) Entwicklung der Wirbelsäule.

Beim Menschen beginnt der Verknorpelungsprocess am Anfang des zweiten Monats. An einzelnen Stellen der die Chorda umhüllenden Gewebsmasse scheiden die Zellen eine knorpelige Grundsubstanz zwischen sich aus und rücken weiter auseinander, während auf andern dazwischen gelegenen, kleineren Strecken das Gewebe seinen Character nicht verändert. (Fig. 290.) Auf diese Weise sondert sich die skeletbildende Schicht in zahlreiche, auf dem Längsdurchschnitt heller aussehende Wirbelkörper (*v*) und in die sie trennenden Zwischenwirbelscheiben (Ligamenta intervertebralia) (*li*).

Im Einzelnen verläuft der Verknorpelungsprocess, wie Froriep bei Rindsembryonen verfolgt hat, in der Weise, dass beiderseits von der Chorda Knorpelheerde entstehen, die ventral von ihr durch eine dünnere Lage verbunden sind. Etwas später schliesst sich die knorpelige Halbröhre auch dorsalwärts.

Mit dem Auftreten einer gegliederten Wirbelsäule hat die Chorda ihre Rolle eines stützenden Skeletstabes eingebüsst. Sie ist daher auch von jetzt ab einem allmählichen Untergang verfallen. Die in den Wirbelkörper eingeschlossenen Theile werden in ihrem Wachsthum gehemmt, während die kleineren, in den weichen Zwischenwirbelscheiben gelegenen Strecken zu wuchern fortfahren (Fig. 290 *ch*). Dadurch ge-

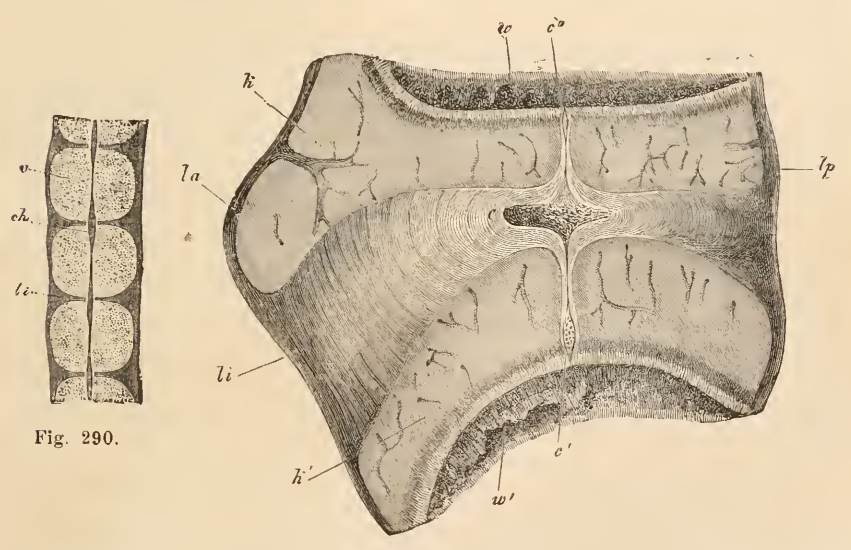


Fig. 291.

Fig. 290. Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in der Brustgegend. Nach Kölliker.

v knorpeliger Wirbelkörper; *li* Intervertebralligament; *ch* Chorda.

Fig. 291. Längsschnitt durch das Intervertebralligament und angrenzende Theile zweier Wirbel aus der Brustgegend eines älteren Schafembryo. Nach Kölliker.

la Lig. longitudinale anterius; *lp* Lig. long. posterius; *li* Lig. intervertebrale; *k*, *k'* Endknorpel (Epiphyse) der Wirbel; *w* und *w'* vorderer, hinterer Wirbel; *c* intervertebrale, *c'* und *c''* vertebrale Verbreiterung der Chorda.

winnt jetzt die Chorda, wie man zu sagen pflegt, ein perlschnurartiges Aussehen, indem verdickte kugelige Abschnitte durch dünne Verbindungsfäden unter einander zusammenhängen. Später schwindet sie in den Wirbelkörpern ganz, zumal wenn diese zu verknöchern beginnen (Fig. 291), nur intervertebral (*li*) erhält sie sich, wenn auch von ihrer Umgebung undeutlich abgegrenzt, und liefert durch Wucherung ihrer Zellen die Gallertkerne der Zwischenwirbelscheiben.

Kurz nach dem Erscheinen der Wirbelkörper sind auch die Anlagen der dazu gehörigen Bogen zu bemerken. Nach der Darstellung von Froriep entstehen kleine, selbständige Knorpelstückchen in der das Rückenmark umhüllenden Membran, in nächster Nähe der Wirbelkörper, mit denen sie bald verschmelzen. Ihr Wachsthum ist ein ziemlich langsames. In der achten Woche erscheinen sie beim Menschen noch als kurze Fortsätze der Wirbelkörper, so dass das Rückenmark dorsalwärts zum grössten Theil von der häutigen Membran bedeckt wird. Im dritten Monat wachsen sie einander am Rücken entgegen, doch kommt es erst im folgenden Monat zu einer vollständigen Verschmelzung und zur Entstehung knorpeliger Wirbeldorne. Der zwischen den knorpeligen Bogen gelegene Theil der Membran liefert den Bandapparat.

Beim Verknorpelungsprocess nehmen die entstehenden Wirbelkörper eine bestimmte gesetzmässige Stellung zu den Ur- oder Muskelsegmenten ein, in der Weise, dass sie jederseits an zwei derselben angrenzen, zur Hälfte an ein vorhergehendes, zur Hälfte an ein nachfolgendes. Oder in anderen Worten: Wirbelkörper und Muskelsegmente decken sich nicht, sondern alterniren in ihrer Stellung mit einander.

Die Nothwendigkeit einer derartigen Einrichtung ergiebt sich von selbst aus der Aufgabe, welche Wirbelsäule und Musculatur zusammen zu erfüllen haben. Die Skeletaxe muss zwei entgegengesetzte Eigenschaften vereint zeigen, sie muss fest, aber auch biegsam sein, fest, um als Stütze des Rumpfes zu dienen, biegsam, um den Bewegungen desselben nicht hinderlich zu sein. Da ein einheitlicher Knorpelstab nicht genug Biegsamkeit besessen haben würde, konnte der Verknorpelungsprocess nicht in ganzer Ausdehnung der skeletbildenden Schicht erfolgen, sondern es mussten dehnbarere Strecken zurückbleiben, welche eine Verschiebung der Knorpelstücke an einander gestatteten. Eine Verschiebung der Knorpelstücke aber ist selbstverständlicher Weise nicht möglich, wenn sie so liegen würden, dass die Muskelfasern an einem und demselben Wirbelstück Ursprung und Ansatz finden würden. Damit die Fasern eines Muskelsegmentes auf zwei Wirbel einwirken können, müssen Muskel- und Wirbelsegmente in ihrer Lage alterniren.

Der in der angegebenen Weise leicht verständliche Vorgang hat zu der eigenthümlichen Annahme einer „Umgliederung der Wirbelsäule“ Veranlassung gegeben. Die Vorstellung ist von Remak geschaffen und seitdem in der Literatur lange Zeit mit Zähigkeit festgehalten worden. Remak erblickte, wie andere Embryologen vor ihm (Baer), beim Hühnchen in den Ursegmenten das Material für die Anlage der Wirbelsäule und gab ihnen daher auch den Namen Urwirbel. Indem er nun mit diesen später die knorpeligen Wirbel in ihrer Lage nicht übereinstimmend fand, stellte er den Satz auf, dass eine neue „Gliederung der Wirbelsäule stattfände, aus welcher die secundären, bleibenden Wirbelkörper hervorgehen“.

Wie der Name Urwirbel, ist auch die Annahme einer Umgliederung der Wirbelsäule fallen zu lassen, und zwar aus folgenden Gründen:

Die Bedeutung der Ursegmente besteht, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend darin, dass sie die Anlagen der Körpermusculatur sind. In der Anordnung der Musculatur aber spricht sich die ursprüngliche und älteste Segmentirung des Wirbelthierkörpers aus. Ist sie doch auch schon beim Amphioxus und den Cyclostomen vorhanden! Die Segmentirung der Wirbelsäule aber ist eine erst viel später erworbene und sie ist, wie oben auseinander gesetzt wurde, in nothwendiger Abhängigkeit von der Segmentirung der Musculatur erfolgt. Eine primäre Gliederung der Wirbelsäule im Sinne von Remak und seinen Nachfolgern hat überhaupt niemals bestanden; denn die knorpeligen Wirbel bilden sich aus einer unsegmentirten, die Chorda einhüllenden Gewebsmasse, der skeletbildenden Schicht. Von einer Gliederung der Wirbelsäule kann man überhaupt erst mit dem Beginn des Verknorpelungsprocesses reden, durch welchen sie allein nothwendig geworden ist.

Inwieweit von den Ursegmenten das Zellenmaterial für die Entwicklung der häutigen Wirbelsäule abstammt, ist eine noch strittige Frage, die mit der noch gleichfalls strittigen Frage nach dem Ursprung des Bindesubstanzkeims zusammenhängt. Man vergleiche hierüber das schon in dem über die Ursegmente handelnden Abschnitt Gesagte, wo die verschiedenen Ansichten mitgetheilt worden sind. Mag über dieselben der Entscheid in dieser oder jener Richtung ausfallen, für die Lehre von der Umgliederung der Wirbelsäule kann aus ihm keine Stütze erwachsen. Denn die oben gegen die Lehre geltend gemachten Gründe werden durch den Ausfall des Entscheids nicht berührt.

Noch ehe die knorpelige Wirbelsäule ganz angelegt ist, tritt sie bei den Säugethieren auch schon in das dritte Stadium ein, welches beim Menschen am Ende des zweiten Monats beginnt.

Die Verknöcherung eines jeden Knorpels erfolgt im Grossen und Ganzen in einer übereinstimmenden, typischen Weise. Von der Oberfläche her wuchern Blutgefässe an einer oder mehreren Stellen in das Innere hinein, lösen die Knorpelgrundsubstanz in einem beschränkten Bezirk auf, so dass ein kleiner mit Gefässcapillaren und Markzellen erfüllter Raum entsteht. In der Umgebung desselben lagern sich Kalksalze im Knorpel ab. Von einem Theil der gewucherten Markzellen, die zu Osteoblasten werden, wird alsdann Knochensubstanz ausgeschieden (Fig. 291 *W*). Auf diese Weise ist inmitten des Knorpelgewebes ein sogenannter Knochenkern oder ein Verknöcherungscentrum entstanden, in dessen Umkreis die Zerstörung des Knorpels und der Ersatz durch Knochengewebe immer weiter fortschreitet.

Der Ort, an welchem die einzelnen Knochenkerne sich bilden, und nicht minder ihre Anzahl sind für die einzelnen Knorpel ziemlich gesetzmässig.

Es erfolgt im Allgemeinen die Verknöcherung eines jeden Wirbels von drei Punkten aus. Zuerst legt sich je ein Knochenkern in der Basis einer jeden Bogenhälfte an, wozu etwas später noch ein dritter Kern in der Mitte des Wirbelkörpers hinzutritt. Im fünften Monat ist die Verknöcherung bis an die Oberfläche des Knorpels vorgedrungen. Jeder Wirbel ist jetzt deutlich aus drei Knochenstücken zusammengesetzt, welche durch Knorpelbrücken an der Basis jeder Bogenhälfte

und an ihrer Vereinigung zu den Wirbeldornen noch längere Zeit unter einander verbunden werden. Die letzten Knorpelreste verknöchern erst nach der Geburt. Im ersten Lebensjahr verschmelzen die beiden Bogenhälften unter einander unter Entwicklung eines knöchernen Dornfortsatzes. Jeder Wirbel lässt sich dann nach Zerstörung der Weichtheile in zwei Stücke, in den Körper und in den Bogen zerlegen. Diese vereinigen sich erst zwischen dem dritten und achten Jahre.

Ausser den eben beschriebenen Knochenstücken kommen an den Wirbeln noch Nebenknochenkerne in späteren Jahren vor; so entstehen die Epiphysenplatten an den Endflächen der Körper und die kleinen Knochenstückchen an den Enden der Wirbelfortsätze (der Dorn- und Querfortsätze). Ueber die Zeit ihres Erscheinens und ihrer Verschmelzung giebt Schwegel ausführlichen Bericht.

Zur Vervollständigung des Axenskelets tragen knorpelige Skelettheile bei, welche der lateralen und ventralen Wand des Rumpfes zur Stütze dienen, die Rippen und das Brustbein.

Die Rippen entwickeln sich unabhängig von der Wirbelsäule (beim Menschen im zweiten Monat), indem zwischen den einzelnen Muskelsegmenten Gewebsstreifen der Zwischenmuskelbänder dem Verknorpelungsprocess unterliegen. Sie werden zuerst als kleine Spangen in nächster Nähe der Wirbelkörper sichtbar, von hier vergrössern sie sich rasch ventralwärts.

Auf frühen Entwicklungsstadien werden Rippen vom ersten bis zum letzten Segment der Wirbelsäule (beim Menschen das Steissbein ausgenommen) angelegt, bilden sich aber nur bei niederen Wirbelthieren (Fischen, vielen Amphibien, Reptilien) in einer mehr gleichartigen Weise überall zu grösseren, die Rumpfwand stützenden Spangen aus, während sie bei den Säugethieren und beim Menschen in den einzelnen Regionen der Wirbelsäule ein verschiedenes Verhalten zeigen. Am Hals, Lenden- und Kreuzbeinabschnitt treten sie von Anfang an nur in verkümmertem Zustand auf und erfahren später noch zu besprechende Metamorphosen. Nur an der Brustwirbelsäule erreichen sie ansehnliche Dimensionen und lassen hier zugleich einen neuen Skelettheil, das Brustbein, entstehen.

Das Brustbein, welches den Fischen und Dipneusten noch fehlt, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren aber vorkommt, ist ein Bildungsproduct der Brustrippen und legt sich ursprünglich, wie zuerst Rathke entdeckt hat, als eine paarige Bildung an, die frühzeitig zu einem unpaaren Skeletstück verschmilzt.

Für den Menschen hat Ruge die Entwicklung des Brustbeins in sehr eingehender Weise verfolgt und gefunden, dass bei 3 cm langen Embryonen die fünf bis sieben ersten Brustrippen sich bis in die ventrale Fläche der Brust verlängert haben und jederseits in einiger Entfernung von der Medianebene zu einer Knorpelleiste durch Verbreiterung ihrer Enden verbunden sind, während die folgenden Rippen in grösserer Entfernung von der Medianebene frei enden. Die beiden Brustbeinleisten werden durch häutiges Gewebe von einander getrennt, später nähern sie sich in der Medianebene und beginnen unter einander von vorn nach hinten zu einem unpaaren Stück zu verschmelzen, von welchem sich später einzelne Rippen, die ihm den Ursprung gegeben haben, durch Gelenkbildung absetzen.

Der paarige Ursprung des Brustbeins kann zur Erklärung einiger Abnormitäten dienen. So beobachtet man zuweilen beim Erwachsenen eine Spalte, die, durch Bindegewebe verschlossen, durch das ganze Brustbein hindurchgeht (Fissura sterni), oder man findet einzelne kleinere oder grössere Lücken im Körper und Schwertfortsatz des Brustbeins. Alle diese abnormen Fälle erklären sich durch vollständiges oder theilweises Ausbleiben der sonst im embryonalen Leben erfolgenden Verwachsung der beiden Brustbeinleisten.

Rippen und Brustbein verknöchern theilweise unter Entwicklung besonderer Knochenkerne, die ersteren schon vom zweiten Monat, letzteres erst ziemlich spät vom sechsten Fötalmonat an.

Jede Rippe erhält zunächst einen Knochenkern, durch dessen Vergrösserung der knöcherne Theil entsteht, während in der Nähe des Brustbeins sich ein Rest zeitlebens knorpelig erhält. Im 8.—14. Jahre treten noch nach Schwegel und Kölliker accessorische Kerne im Köpfchen und Höcker der Rippe auf und verschmelzen mit dem Hauptstück im 14.—25. Lebensjahre.

Das Brustbein (Fig. 292) verknöchert von zahlreichen Knochenkernen aus, von denen einer im Handgriff, 6—12 im Körper entstehen. Letztere beginnen vom 6.—12. Jahre unter einander zu den 3 bis 4 grösseren Stücken zu verschmelzen, aus denen sich der Körper des Brustbeines zusammensetzt. Der Schwertfortsatz bleibt theilweise knorpelig und erhält erst im Kindesalter einen Knochenkern.

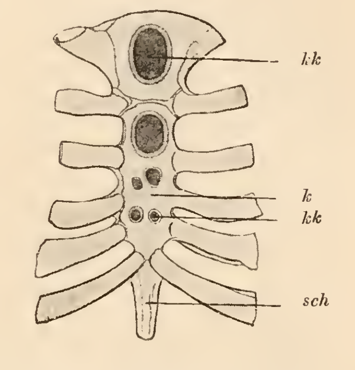


Fig. 292. Knorpeliges Brustbein mit Rippenansätzen eines zweijährigen Kindes mit mehreren Knochenkernen *kk*.
k Knorpel; *kk* Knochenkerne; *sch* Schwertfortsatz.

Hinsichtlich der am Handgriff des Brustbeines auftretenden Episternalstücke vergleiche man die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und die Schrift von Ruge.

Durch ungleiche Ausbildung der einzelnen Wirbel- und Rippen-Anlagen, und durch hier und da eintretende Verschmelzungen kommen die verschiedenen Abschnitte des Rumpfskelets zu Stande: die Hals-, Brust- und Lendenwirbelsäule, das Kreuz- und Steissbein. Ein richtiges Verständniss dieser Skelettheile ist nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu gewinnen.

An den Halswirbeln verwachsen die rudimentären Rippenanlagen gleich bei ihrem ersten Auftreten an ihrem einen Ende mit dem Wirbelkörper, an ihrem anderen Ende mit einem Auswuchs des Wirbelbogens und umschliessen mit ihm eine Oeffnung, durch welche die Vertebralarterie hindurchzieht, das Foramen transversarium. Der sogenannte Querfortsatz der Halswirbel ist mithin eine zusammengesetzte Bildung und sollte besser als Seitenfortsatz bezeichnet werden; denn die hinten vom Foramen transversarium gelegene Knochenspange ist vom Wirbel durch Auswachsen gebildet und entspricht allein dem Querfortsatz eines Brustwirbels; die vordere Spange dagegen ist ein Rippenrudiment, wie sie denn auch einen eigenen Knochenkern erhält.

Am siebenten Halswirbel entwickelt sich zuweilen die Rippenanlage bedeutender, geht keine Verwachsung mit dem Wirbel ein, der in Folge dessen auch kein Foramen transversarium besitzt, und wird unter den Abnormitäten des Skelets als freie Halsrippe beschrieben. Ihr Auftreten erklärt sich somit durch mächtigere Entwicklung eines überall als Anlage vorhandenen Theils.

Auch der Querfortsatz der Lendenwirbel ist besser als Seitenfortsatz zu bezeichnen, da er ein Rippenrudiment einschliesst. Hieraus erklärt sich das zuweilen beim Menschen beobachtete Vorkommen einer dreizehnten Rippe oder einer kleinen Lendenrippe.

Am meisten umgewandelt ist die Kreuzbeingegend. Indem hier eine grössere Anzahl Wirbel mit dem Beckengürtel in feste Verbindung getreten sind, haben sie ihre Beweglichkeit an einander verloren und sind zu einem grossen Knochen, dem Kreuzbein, verschmolzen. Dieses besteht bei menschlichen Embryonen aus fünf getrennten, knorpeligen Wirbeln, von denen sich namentlich die drei ersten durch sehr breite, wohl entwickelte Seitenfortsätze auszeichnen.

Ich sage Seitenfortsätze, da vergleichend-anatomische Gründe und entwicklungsgeschichtliche Momente dafür sprechen, dass in ihnen rudimentäre Sacralrippen, wie sie bei niederen Wirbelthieren selbständig auftreten, mit enthalten sind. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht spricht hierfür die Art der Verknöcherung. Denn jeder Kreuzbeinwirbel verknöchert von 5 Kernen aus. Zu den drei typischen Kernen des Körpers und des Wirbelbogens gesellen sich noch in den Seitenfortsätzen grosse Knochenkerne hinzu, welche den Knochenkernen einer Rippe vergleichbar sind. Sie liefern die sogenannten Seitenmassen des Kreuzbeins (Massae laterales), welche die Gelenkflächen zur Verbindung mit den Darmbeinen tragen.

Die Verschmelzung der fünf durch Knorpelstreifen getrennten knöchernen Stücke eines Kreuzbeinwirbels erfolgt später als in anderen Theilen der Wirbelsäule, nämlich erst im 2. bis 6. Lebensjahr. Lange Zeit erhalten sich die 5 Kreuzbeinwirbel durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennt, welche vom 18. Jahre an zu verknöchern beginnen, ein Process, der im 25. Jahre meist seinen Abschluss gefunden hat.

An das Kreuzbein schliessen sich nach hinten noch 4—5 rudimentäre Steisswirbel an, welche dem Schwanzskelet der Säugethiere entsprechen und sehr spät erst ihre Knochenkerne erhalten. Vom 30. Lebensjahre an können sie unter einander und zuweilen auch mit dem Kreuzbein verschmelzen.

Besondere Erwähnung verdienen jetzt noch Atlas und Epistropheus. Ihre abweichende Gestalt gewinnen diese Wirbel dadurch, dass frühzeitig der knorpelige Körper des Atlas (Fig. 293 *a*) mit dem Epistropheus (*e*) verschmilzt und den Zahnfortsatz desselben darstellt. Der eine enthält daher weniger, der andere mehr als ein normal entwickelter Wirbel.

Fig. 293. Medianschnitt durch den Körper des Epistropheus mit Zahnfortsatz. Im Knorpel sind zwei Knochenkerne *e* und *a* zu sehen.

Dass der Zahnfortsatz der eigentliche Körper des Atlas ist, lässt sich auch später noch an zwei Punkten erkennen. Erstens wird er,

wie jeder andere Wirbelkörper, solange er noch knorpelig ist, von der Chorda durchsetzt, welche an seiner Spitze ins Ligamentum suspensorium und von diesem in die Schädelbasis eintritt. Zweitens erhält er im fünften Monat der Entwicklung einen eigenen Knochenkern (*a*), der erst im siebenten Lebensjahre mit dem Körper des Epistropheus vollständig verschmolzen ist.

Die selbständig gebliebenen Bogenhälften des Atlas verbinden sich ventralwärts von dem Zahnfortsatz unter einander durch einen Gewebsstreifen, in welchem ein selbständiges Knorpelstück gebildet wird (hypochordale Knorpelspange Froriep's), eine Bildung, welche nach Froriep bei den Vögeln jedem Wirbel zukommt. Das Knorpelstück entwickelt im ersten Jahre einen besonderen Knochenkern, verschmilzt im fünften bis sechsten Jahre mit den Seitenhälften und bildet den vorderen Bogen. (Kölliker.)

b) Entwicklung des Kopfskelets.

Das Kopfskelet erscheint seiner Lage nach als der vorderste Abschnitt des Axenskelets, ist aber dem hinteren Abschnitt desselben, der Wirbelsäule, im Ganzen sehr unähnlich, weil es eigenartigen Zwecken angepasst ist. Denn im Bauplan der Wirbelthiere nimmt der Kopf im Vergleich zum Rumpf eine bevorzugte Stellung ein; er ist mit besonders zahlreichen und hoch entwickelten, auf engen Raum zusammengedrängten Organen ausgestattet.

Das Nervenrohr hat sich hier zu dem voluminösen und in ungleiche Abschnitte abgetheilten Gehirn differenzirt. In seiner unmittelbaren Nachbarschaft sind zusammengesetzte Sinnesorgane, wie Geruch, Auge und Ohr, entstanden. Ebenso trägt der im Kopf eingeschlossene Abschnitt des Verdauungsrohrs in mehrfacher Hinsicht sein eigenartiges Gepräge, insofern er die Mundöffnung enthält und mit Organen zur Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung ausgestattet ist, und insofern er von Schlundspalten durchbrochen wird. Alle diese Theile wirken bestimmend auf die Form des Skelets ein, welches sich dem Gehirn, den Sinnesorganen und den Aufgaben des Kopfdarms auf das Genaueste anpasst und hierdurch, zumal bei den höheren Wirbelthieren, zu einem sehr complicirten Apparat wird.

Ueber seine Entstehung verbreitet das Studium der Entwicklungsgeschichte eine Fülle von Licht; es gestattet uns, weit auseinanderstehende, niedere und höhere Formen des Kopfskelets der Wirbelthiere in ihrer Beziehung zu einander zu erkennen, es leitet uns auch zur Beantwortung der Frage, welches Verhältniss Wirbelsäule und Kopfskelet im Organisationsplan der Wirbelthiere zu einander einnehmen. So gestaltet sich die Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets zu einem an Interesse besonders reichen Capitel, welches seit jeher den Morphologen angezogen und zu sorgfältiger Bearbeitung veranlasst hat.

In die Darstellung werden einzelne vergleichend-anatomische Excurse mit einzuflechten sein; sie werden zum besseren Verständniss einzelner Thatsachen, besonders aber des Schlussabschnittes beitragen, in welchem die Wirbeltheorie des Schädels einer kurzen Erörterung unterzogen werden soll.

Wie an der Wirbelsäule unterscheidet man auch am Kopfskelet je nach dem histologischen Character der Stützsubstanz drei Entwicklungszustände, einen häutigen, einen knorpeligen und einen knöchernen.

Für das häutige Kopfskelet dient zur Grundlage die Chorda, welche sich bis zum Vorderrande der Mittelhirnbasis erstreckt. Um ihr vorderes Ende erfolgt bei den Amnioten die Kopfbeuge, in deren Folge die Axe der zwei ersten Hirnblasen mit den drei folgenden einen spitzen Winkel beschreibt (Fig. 132). Um die Chorda wächst auch hier frühzeitig das Mesenchym herum und umgiebt sie mit einer skeletbildenden Schicht, von hier breitet es sich seitwärts und nach oben aus, die fünf Hirnblasen einhüllend, und sondert sich später in die Hirnhäute und eine Gewebsschicht, welche zur Grundlage der Schädelkapsel wird und den Namen des häutigen Primordialcranium erhalten hat.

So weit herrscht in der Entwicklung der Wirbelsäule und des Schädels eine Uebereinstimmung. Eigenartiger gestalten sich die Verhältnisse mit dem Eintritt des Verknorpelungsprocesses. Während im Bereich des Rückenmarks die skeletbildende Schicht eine regelmässige Sonderung in knorpelige und in bindegewebige Theile, in Wirbel und in Wirbelbänder erfährt und dadurch in hinter einander gelegene, verschiebbare Abschnitte gegliedert wird, unterbleibt am Kopf eine derartige Gliederung.

Die als häutiges Primordialcranium bezeichnete Gewebsschicht verknorpelt im Ganzen zu einer unbeweglichen, die Hirnblasen einhüllenden Kapsel. Gehen wir auch die ganze Reihe der Wirbelthiere bis zum niedersten durch, bei keinem einzigen zeigt sie uns eine Sonderung in bewegliche, Wirbeln entsprechende Segmente. Somit schlagen frühzeitig der vorderste und der übrige Abschnitt des Axenskelets verschiedene Entwicklungsrichtungen ein.

Der Gegensatz begreift sich aus den verschiedenen Aufgaben, die hier und dort zu lösen sind, und namentlich aus dem verschiedenen Einfluss, welchen hierbei die Muskelwirkung auf die Gestaltung des Skelets ausübt.

Die Rumpfmusculatur ist bei den im Wasser lebenden Thieren das wichtigste Locomotionsorgan, indem sie den Rumpf bald nach dieser, bald nach jener Richtung einbiegt und dadurch im Wasser vorwärtstreibt. Wäre dagegen der Kopfabschnitt ebenso biegsam und beweglich, so würde daraus für die Vorwärtsbewegung ein Nachtheil erwachsen, da ein unbeweglicher Theil gleichsam als Wasserbrecher wirkt. Ferner übernimmt die am Kopf entwickelte Musculatur eine anders geartete Aufgabe, indem sie bei der Ergreifung der Nahrung und bei dem Athmungsprocess, der mit Erweiterung und Verengerung des Kiemendarms einhergeht, ventral gelegene Skelettheile der Skeletaxe bald nähert, bald entfernt. Auch hier ist es günstiger, wenn letztere den Muskeln einen festen Ansatzpunkt darbietet. Die voluminöse Entfaltung des Gehirns und der höheren Sinnesorgane endlich ist ebenfalls ein Moment, welches mitwirkt, den zu ihrer Aufnahme dienenden Theil des Kopfes zu einem unbeweglichen Abschnitt zu machen.

In Anbetracht dieser verschiedenen, in gleichem Sinne wirkenden Factoren wird es verständlich sein, warum am Kopf eine Segmentirung des Axenskelets von vornherein ausbleibt.

Im Uebrigen herrscht in der Art und Weise, wie sich am häutigen Primordialcranium die Umwandlung in Knorpelgewebe vollzieht, eine grosse Uebereinstimmung mit der Wirbelsäule. Bei beiden tritt die

Verknorpelung zuerst in der Umgebung der Chorda dorsalis ein (Fig. 294 *A*).

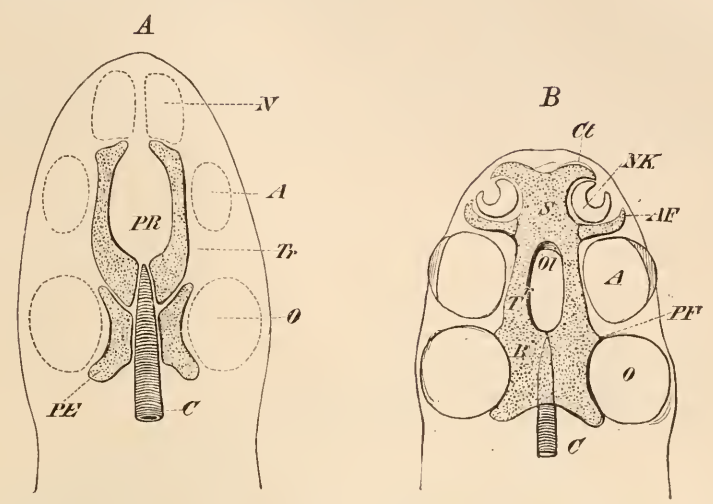


Fig. 294 *A* und *B*. Erste Anlage des knorpeligen Primordialcranium. Aus WIEDERSHEIM.

A erstes Stadium. *C* Chorda; *PE* Parachordalknorpel; *Tr* Trabeculae, RATHKE'sche Schädelbalken; *PR* Durchtrittsstelle für die Hypophysis; *N*, *A*, *O*, Nasengrube, Augen- und Ohrblase.

B zweites Stadium. *C* Chorda; *B* Basilarplatte; *T* Schädelbalken, welche sich nach vorn zur Nasenscheidewand *S* und zur Ethmoidalplatte vereinigt haben; *Ct*, *AF* Fortsätze der Ethmoidalplatte zur Umschliessung des Geruchsorgans; *NK*, *Ol* Foramina olfactoria zum Durchtritt der Riechnerven; *PF* Postorbitalfortsatz; *NK* Nasengrube; *A*, *O* Augen- und Labyrinthblase.

Als Grundlage der Schädelbasis entstehen zwei Paar längsgestreckter Knorpel, nach hinten zu beiden Seiten der Chorda die beiden Parachordalknorpel, nach vorn die beiden RATHKE'schen Schädelbalken, welche an der Chordaspitze beginnen und von da unter dem Zwischen- und Vorderhirn verlaufen.

Bald verschmelzen die vier Stücke unter einander. (Fig. 294 *B*.) Die beiden Parachordalia wachsen zuerst unten, dann auch oben um die Chorda herum, hüllen sie ein und erzeugen so die Basilarplatte. Ihr vorderer Rand springt nach oben in den Biegungswinkel zwischen Mittel- und Zwischenhirn weit vor und entspricht der späteren Sattellehne. Die nach vorn von ihr ausstrahlenden RATHKE'schen Schädelbalken verbreitern sich mit ihren vorderen Enden und verschmelzen an diesen zu der Ethmoidalplatte, der Grundlage für den vorderen Schädelabschnitt, der durch Aufnahme des Geruchsorgans sein eigenes Gepräge erhält. In ihrer Mitte bleiben sie lange Zeit getrennt und umschliessen eine Oeffnung, welche der Sattelgrube entspricht und dadurch bedingt ist, dass von der Mundbucht her die Hypophysentasche entstanden und durch die häutige Schädelbasis hindurch dem Hirntrichter entgegengewachsen ist. Ziemlich spät bildet sich auch als Boden der Sattelgrube unter der Hypophyse eine dünne Knorpelplatte aus, welche nur von den Löchern für die inneren Carotiden durchbrochen wird.

Nachdem die Schädelbasis entwickelt ist, ergreift der Verknor-

pelungsprocess die Seitenwand und zuletzt die Decke des häutigen Primordialcranium, gerade wie aus dem Wirbelkörper nach oben die Bogenhälften hervorwachsen und schliesslich dorsalwärts im knorpeligen Wirbeldorn ihren Abschluss erhalten.

Auf diese Weise entwickelt sich bei den niedern Wirbelthieren, bei denen das Axenskelet zeitlebens im knorpeligen Zustande verharrt (Fig. 295), um das Gehirn eine geschlossene, ziemlich dickwandige Kapsel, das knorpelige Primordialcranium.

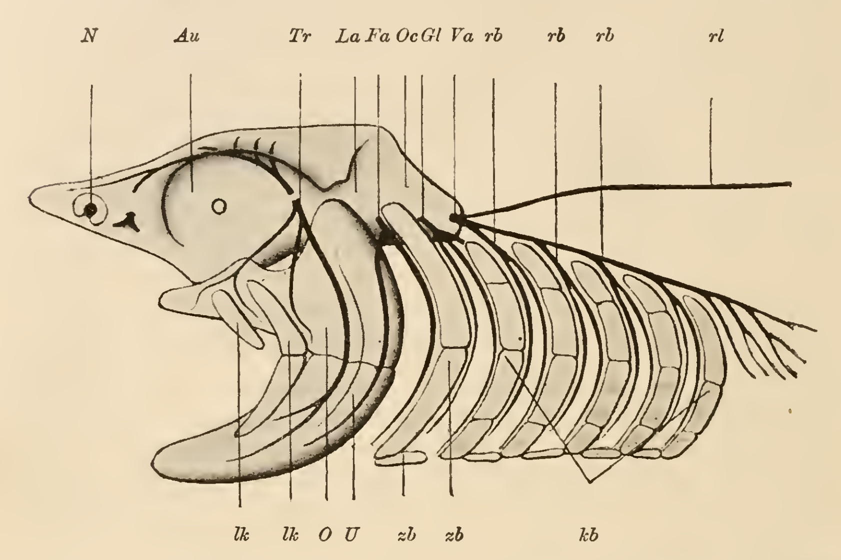


Fig. 295. Schematische Darstellung der knorpeligen Schädelkapsel und des knorpeligen Visceralskelets eines Selachiers und der grösseren Nervenstämme des Kopfes.

N Nasenkapsel (Ethmoidalregion des Primordialcranium); *Au* Augenhöhle (Orbitalregion); *La* Labyrinthregion; *Oc* Occipitalregion des Schädels; *O* Palatoquadratum; *U* Unterkiefer; *lk* Lippenknorpel; *zb* Zungenbeinbogen; *kb* erster bis fünfter Kiemenbogen. *Tr* Nervus trigeminus; *Fa* Facialis; *Gl* Glossopharyngeus; *Va* Vagus; *rl* Ramus lateralis des Vagus; *rb* Rami branchiales des Vagus.

Bei den höheren Wirbelthieren, bei welchen später in mehr oder minder hohem Grade Verknöcherungsprocesse eingreifen, erreicht es eine weniger vollkommene Ausbildung, was sich darin äussert, dass seine Wände dünner bleiben und an einzelnen Stellen sogar Oeffnungen erhalten, die durch Bindegewebsmembranen verschlossen werden. Letzeres tritt bei den Säugethieren in sehr ausgedehntem Maasse an der Decke des Primordialcranium ein, welche nur in der Umgebung des Hinterhauptlochs verknorpelt, während sie in der Gegend, wo später die Stirn- und Scheitelbeine liegen, häutig bleibt. Bei ihnen erreicht der Knorpel eine grössere Dicke nur an der Schädelbasis und in der Umgebung des Geruchsorgans und des häutigen Labyrinths, wo er die Nasen- und Ohrkapseln erzeugt.

Zur besseren Orientirung am Primordialcranium ist es zweckmässig, verschiedene Regionen an ihm zu unterscheiden. Man kann hierbei zwei verschiedene Eintheilungsprincipien benutzen.

Nach dem Verhalten der Chorda dorsalis kann man dem

Vorschlag GEGENBAUR'S folgend, das Primordialcranium in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt zerlegen.

Der hintere Abschnitt reicht bis zur Sattellehne und schliesst in seiner Basis die Chorda ein, welche aus der Spitze des Zahnfortsatzes durch das Ligamentum suspensorium dentis in ihn eintritt. Der vordere Abschnitt entwickelt sich vor dem zugespitzten Ende der Chorda aus den RATHKE'schen Schädelbalken. GEGENBAUR unterscheidet beide als vertebrale und evertebrale Region (wofür KÖLLIKER die Bezeichnung chordal und prächordal gebraucht); er hebt hervor, dass die vertebrale Region wegen ihres Verhaltens zur Chorda die ältere und dem übrigen Axenskelet allein vergleichbare sei, dass dagegen die evertebrale einen späteren Erwerb und eine Neubildung darstelle, welche durch die Ausdehnung der Vorderhirnblase nach vorn und durch die Entwicklung des Geruchsorgans, zu dessen Umhüllung (Nasenkapsel) sie beiträgt, veranlasst worden sei.

Die zweite Eintheilung geht von dem verschiedenen Aussehen aus, welches einzelne Strecken des Primordialcranium durch ihre Beziehungen zu den Sinnesorganen gewinnen. Das vordere Ende der Knorpelkapsel (Fig. 295) nimmt die Geruchsorgane auf, ein folgender Abschnitt erhält Gruben für die Augäpfel, in einem dritten sind die häutigen Labyrinthe eingebettet, ein vierter endlich vermittelt die Verbindung mit der Wirbelsäule. Auf diese Weise kann man eine Ethmoidal-, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipital-Region unterscheiden.

Ausser dem knorpeligen Primordialcranium entwickeln sich am Kopfe noch zahlreiche Knorpelstücke, welche den Wandungen der Kopfdarmhöhle zur Stütze dienen, in ähnlicher Weise, wie im Bereich der Wirbelsäule die in den Rumpfwandungen entstandenen Rippen (Fig. 295). Sie bilden zusammen einen Skeletapparat, der in der Reihe der Wirbelthiere sehr tiefgreifende, interessante Metamorphosen erfährt. Während er bei den niederen Wirbelthieren eine mächtige Entfaltung erreicht, verkümmert er zum Theil bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, mit dem bestehen bleibenden Theil aber giebt er die Grundlage für den Gesichtsschädel ab. Ich beginne mit einer kurzen Skizze der ursprünglichen Verhältnisse niederer Wirbelthiere, besonders der Selachier.

Wie schon in einem früheren Capitel beschrieben worden ist, werden die Seitenwände der Kopfdarmhöhle von den Schlundspalten durchsetzt, deren Zahl sich gewöhnlich bei den Haien auf sechs beläuft (Fig. 296).

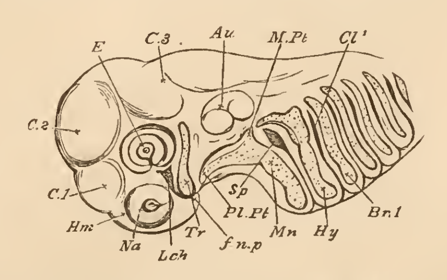


Fig. 296. Kopf eines Haifischembryo von 11 Linien Länge. Aus PARKER.

Tr RATHKE'sche Schädelbalken; *Pl.Pt* Pterygo-Quadratum; *Mn* Mandibularknorpel; *Hy* Hyoidbogen; *Br'* erster Kiemenbogen; *Sp* Spritzloch; *Cl'* erste Kiemenspalte; *Lch* Rinne unter dem Auge; *Na* Nasenanlage; *E* Augapfel; *Au* Ohrblase; *C.*1, 2, 3 Gehirnblasen; *Hm* Hemisphären; *f.n.p* Stirnnasenfortsatz.

Die Substanzstreifen, durch welche die Spalten getrennt werden, heissen die häutigen Schlund- oder Visceralbogen. Sie werden, da sie verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben und demgemäss auch eine

verschiedene Form gewinnen, als Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen unterschieden. Der vorderste von ihnen ist der Kieferbogen und dient zur Begrenzung der Mundhöhle. Ihm folgt, nur durch eine rudimentäre Schlundspalte, das Spritzloch, getrennt, der Zungenbeinbogen, welcher zum Ursprung der Zunge in Beziehung steht. An ihm schliessen sich gewöhnlich fünf Kiemenbogen an.

Zur Zeit, wo das häutige Primordialcranium verknorpelt, finden auch Verknorpelungsprocesse im Bindegewebe der häutigen Schlundbogen statt und lassen die knorpeligen Schlundbogen (Fig. 296) entstehen. Diese zeigen eine regelmässige Gliederung in mehrere über einander gelegene, durch Bindegewebe beweglich verbundene Stücke.

Der Kieferbogen zerfällt auf jeder Seite in ein knorpeliges Palatoquadratum (Fig. 295 *O*) und in einen Unterkiefer (Mandibulare). Dieselben tragen in der sie überziehenden Schleimhaut die Kieferzähne. Die beiden Unterkiefer werden in der Medianebene durch eine straffe Bindegewebsmasse unter einander verbunden. Die folgenden Schlundbogen haben dagegen das Gemeinsame, dass ihre beiden in mehrere Stücke gegliederten Seitenhälften ventralwärts durch ein unpaares Verbindungsstück, die Copula, in ähnlicher Weise wie die ventralen Rippenenden durch das Brustbein zusammenhängen. Die Stücke des Zungenbeinbogens bezeichnet man in der Reihenfolge von oben nach unten als Hyomandibulare und Hyoid und die Copula als Os entoglossum.

Bei den Säugethieren und dem Menschen (Fig. 133, 136) werden im häutigen Zustand ähnliche Gebilde wie bei den Selachiern angelegt, gehen aber in der Folgezeit nur zum kleinen Theil in knorpelige Stücke über, die auch ihrerseits niemals eine ansehnlichere Entfaltung erlangen und zugleich ihre ursprüngliche Function eingebüsst haben. Sie haben uns schon in früheren Capiteln, bei Besprechung des Kopfdarms und des Geruchsorgans beschäftigt. Ich wiederhole daher zunächst in aller Kürze das schon früher über das Visceralskelet Vorgetragene.

Bei sehr jungen menschlichen und Säugethierembryonen wird die Mundöffnung von der Seite und von unten durch die paarigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze begrenzt (Fig. 135). Die ersteren stehen in der Medianebene weit auseinander, indem sich von oben her der unpaare Stirnfortsatz zunächst als ein breiter, hügliger Vorsprung zwischen sie hineinschiebt. Später wird der letztere gegliedert, indem sich auf seiner gewölbten Fläche die beiden Geruchsgrübchen mit den zum oberen Mundrand führenden Nasenrinnen entwickeln; er zerfällt dann in die äusseren und die inneren Nasenfortsätze. Die ersteren werden vom Oberkieferfortsatz durch eine Rinne getrennt, welche vom Auge zur Nasenfurche führt und die erste Anlage des Thränencanals ist.

Auf den ersten Schlundbogen folgt nach hinten der Zungenbeinbogen (Fig. 136, 137 *zb*), getrennt durch eine kleine Schlundspalte, welche zur Paukenhöhle und Ohrtrompete wird. An ihn schliessen sich noch drei weitere Schlundbogen mit drei Schlundfurchen (resp. Spalten), welche nur von kurzem Bestand sind und zur Bildung der Thymus und Schilddrüse in Beziehung stehen.

Auf einem späteren Stadium finden Verschmelzungen zwischen den die Mundöffnung umgebenden Fortsätzen statt (Fig. 297).

Indem die Oberkieferfortsätze sich weiter nach innen vorschieben, treffen sie auf die inneren Nasenfortsätze, verwachsen mit ihnen und erzeugen einen zusammenhängenden oberen Mundrand. Dabei wird

jedes Geruchsgrübchen mit der Nasenrinne in einen Canal umgewandelt, der mit einer inneren Oeffnung dicht hinter dem Oberkieferrand in die Mundhöhle führt. Auch verlieren jetzt der häutige Ober- und Unterkieferrand ihre oberflächliche Lage, indem die sie überziehende Haut sich in Falten nach aussen erhebt und die Lippen bildet, welche von jetzt ab die Begrenzung der Mundöffnung übernehmen.

Ein drittes Stadium führt mit der Entwicklung des Gaumens die Anlage des Gesichts im Wesentlichen ihrer Vollendung entgegen. Vom häutigen Oberkiefer nehmen zwei nach innen in die Mundhöhle vorspringende Leisten ihre Entstehung (Fig. 258) und vergrössern sich zu den in horizontaler Richtung sich ausbreitenden Gaumenplatten. In der Medianebene treten dieselben zusammen und verschmelzen unter einander und mit dem mittleren Theil des Stirnfortsatzes, der sich mittlerweile unter Vergrösserung des Geruchsorgans zur Nasenscheidewand verdünnt hat. So ist von der primären Mundhöhle ein oberer Raum abgetrennt worden, welcher zur Vergrösserung der Nasenhöhlen beiträgt und sich durch die Choanen in die Rachenhöhle öffnet; gleichzeitig ist eine neue Decke der Mundhöhle entstanden, der Gaumen, der sich weiter in harten und weichen Gaumen sondert.

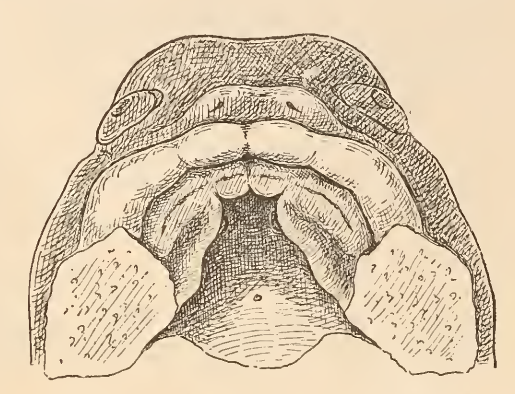


Fig. 297. Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze. 10fach vergrössert. Nach His.

An dem jetzt im häutigen Zustand ausgebildeten Gesicht wird eine weitere Sonderung durch den Verknorpelungsprocess herbeigeführt. Derselbe lässt aber bei den Säugethieren im Vergleich zu den Selachiern nur kleine und unbedeutende Skelettheile entstehen, welche theils wieder rückgebildet werden (Meckel'scher Knorpel), theils als Gehörknöchelchen im Dienste des Gehörs Verwendung finden, theils sich zur Anlage des Zungenbeins verbinden. Sie nehmen aus dem weichen Gewebe des ersten, zweiten und dritten Schlundbogens ihren Ursprung; im vierten und fünften kommt es bei den Säugethieren überhaupt nicht mehr zu einem Verknorpelungsprocess, so dass sie mit dem Verschluss der Spalten auch nicht mehr als gesonderte Theile zu erkennen sind, wenn nicht vielleicht der Schildknorpel auf sie zurückzuführen ist (Dubois).

Wie die Verhältnisse im Einzelnen sich gestalten, werde ich zuerst bei verschieden weit entwickelten Schafsembryonen, alsdann bei einem menschlichen Embryo beschreiben.

Bei einem 2 cm langen Schafsembryo findet man nach der Darstellung von Salensky (Fig. 298) zwei lange und dünne cylindrische Knorpelstäbe, den einen vor, den andern hinter der ersten Schlundspalte; mit ihren hinteren (proximalen) Enden stossen sie an die Labyrinthregion des Primordialschädels an und sind hier unter einander durch embryonales Bindegewebe verbunden. Bei älteren Embryonen (Fig. 299) wird der erste Schlundbogen immer deutlicher in zwei klei-

nere Stücke und in ein grösseres Stück durch Einschnürungen an seinem obern Ende gegliedert. Das erste kleine, der Labyrinthwand am nächsten gelagerte Stück nimmt allmählich die Form des Ambos mit seinen Fortsätzen an, das zweite wird zum Hammer; beide hängen durch eine

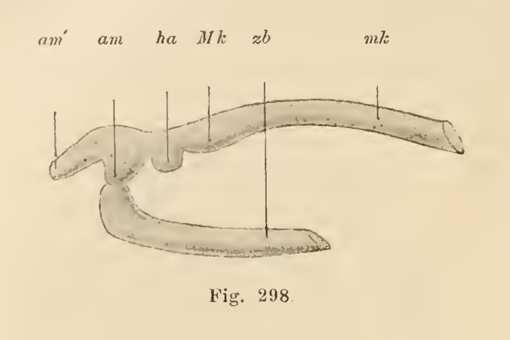


Fig. 298.

Fig. 298. Die herauspräparirten Meckel'schen und Reichert'schen Knorpel mit der Anlage der Gehörknöchelchen, von einem 2,7 cm langen Embryo vom Schaf. Nach SALENSKY.
mk MECKEL'scher Knorpel; *ha* Hammer; *am* Ambos (langer Fortsatz); *am*¹ kurzer Fortsatz des Ambos; *zb* knorpeliger Zungenbeinbogen.

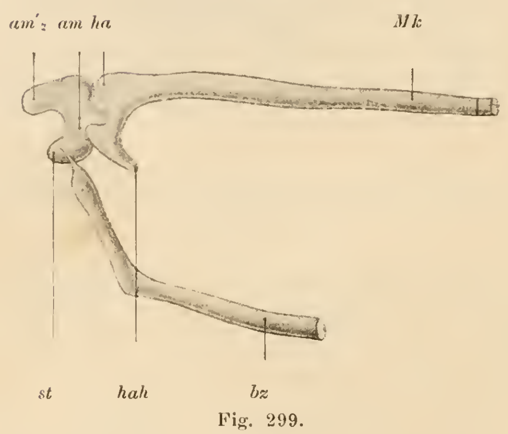


Fig. 299.

Fig. 299. Die herauspräparirten Meckel'schen und Reichert'schen Knorpel mit der Anlage der Gehörknöchelchen, von einem 3 cm langen Embryo vom Schaf. Nach SALENSKY.
am Ambos; *am'* kurzer Fortsatz desselben; *ha* Hammer; *hah* Hammergriff; *st* Steigbügel; *Mk* MECKEL'scher Knorpel; *zb* knorpeliger Zungenbeinbogen.

Bindegewebsmasse zusammen. Das dritte Stück ist von beträchtlicher Länge, es ist in den häutigen Unterkiefer als drehrunder Stab eingeschlossen und wird zu Ehren seines Entdeckers als MECKEL'scher Knorpel bezeichnet. Mit der Anlage des Hammers bleibt es noch längere Zeit durch eine dünne Knorpelbrücke in Verbindung, auf welcher sich durch periostale Verknöcherung der lange Hammerfortsatz später entwickelt. Der zweite Schlundbogen geht in das Zungenbein ein.

Bei einem menschlichen Embryo aus dem fünften Monat beobachtet man ähnliche Bildungen wie die eben beschriebenen, nur etwas weiter entwickelt. Die Abbildung (Fig. 300) zeigt uns der Labyrinthwand anliegend den an seiner Form leicht erkennbaren Ambos (*am*); mit ihm articulirt der Hammer (*ha*), welcher mit seinem langen Fortsatz continuirlich in den MECKEL'schen Knorpel (*MK*) übergeht. Dieser reicht ventralwärts bis zur Mittellinie herab und vereinigt sich mit demjenigen der anderen Seite durch Bindegewebe zu einer Art Symphyse.

Der zweite Schlundknorpel, auch der REICHERT'sche Knorpel genannt, hat sich in drei Abschnitte gesondert. Der oberste Abschnitt ist mit der Labyrinthregion, dem noch knorpeligen Felsenbein, verschmolzen und stellt die Anlage des Griffelfortsatzes (*grf*) dar; der mittlere ist beim

Menschen bindegewebig geworden und bildet ein festes Band, das Ligamentum stylohyoideum (*l.sth*), während er bei vielen Säugethieren zu einem ansehnlichen Knorpel wird; der dritte untere Abschnitt liefert das kleine Horn des Zungenbeins (*kh*). Letzteres kann zuweilen, indem die untere Strecke des Ligamentum stylohyoideum verknorpelt, zu ansehnlicher Länge entwickelt sein und bis dicht zum unteren Ende des Griffelfortsatzes hinaufreichen.

Im dritten Schlundbogen tritt nur in der ventralen Strecke ein Verknorpelungsprocess ein und lässt auf jeder Seite des Halses die grossen Zungenbeinhörner (*gh*) hervorgehen. Grosse und kleine Hörner setzen sich an ein unpaares, median gelegenes Knorpelstück an, welches einer Copula des Visceralskelets der Selachier entspricht und zum Körper des Zungenbeins wird.

Zum Visceralapparat gehört auch das dritte Gehörknöchelchen, **der Steigbügel** (Fig. 300 *st*); er blieb bisher unerwähnt, weil über seine Entwicklung zur Zeit noch sehr getheilte Meinungen herrschen.

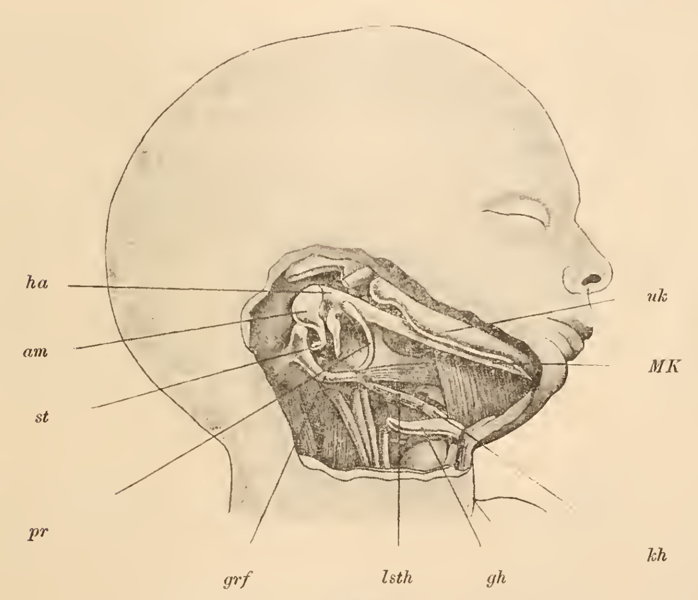


Fig. 300. Kopf und Hals eines menschlichen Embryo von etwa 18 Wochen mit freigelegtem Visceralskelet Vergrössert. Nach Kölliker.

Der Unterkiefer ist etwas gehoben, um den Meckel'schen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Das Trommelfell ist entfernt und der Paukenring (Annulus tympanicus) sichtbar.

ha Hammer, der noch ohne Unterbrechung in den Meckel'schen Knorpel *Mk* übergeht; *uk* knöcherner Unterkiefer (Dentale), mit seinem am Schläfenbein articulirendem Gelenkfortsatz; *am* Ambos; *st* Steigbügel; *pr* Paukenring (Annulus tympanicus); *grf* Griffelfortsatz; *l.sth* Ligamentum stylohyoideum; *kh* kleines Horn des Zungenbeins; *gh* grosses Horn des Zungenbeins.

Nach der ursprünglichen Ansicht von Reichert, die auch Gegenbaur zu theilen geneigt ist, soll der Steigbügel vom obersten Ende des Zungenbeinbogens abstammen. Kölliker führt ihn auf den ersten Visceralbogen zurück. Nach Gruber und Parker dagegen soll er

gleich in Beziehung zur Fenestra ovalis aus der äusseren Labyrinthwand entstehen, gleichsam als ob er aus ihr herausgeschnitten sei.

Nach den neueren Untersuchungen von Salensky, Gradenigo, Rabl scheint mir der Steigbügel einen doppelten Ursprung aus zwei verschiedenen Theilen zu haben.

Die in das ovale Fenster eingelassene Platte des Steigbügels differenzirt sich in der zuerst von Gruber und Parker, jetzt wieder von Gradenigo betonten Weise aus der knorpeligen Labyrinthkapsel. Ihre Entwicklung stimmt mithin mit dem überein, was Stöhr für das Operculum der Amphibien beschrieben hat. Der ringförmige Theil des Steigbügels dagegen stammt ab von dem oberen der Labyrinthkapsel anliegenden Ende des zweiten Schlundbogens (Gradenigo, Rabl). Seine ringförmige Beschaffenheit rührt daher, dass sein Bildungsgewebe von einem kleinen Ast der Carotis interna, der Arteria mandibularis oder Perforans stapedia durchbohrt wird. Diese bildet sich später beim Menschen und einigen Säugethieren vollständig zurück, während sie bei anderen (Nagern, Insectenfressern etc.) als ziemlich ansehnliches Gefäss erhalten bleibt.

Beide Anlagen des Steigbügels verschmelzen sehr frühzeitig untereinander und stellen ein kleines, glockenförmiges Knorpelstückchen dar, das einerseits durch ein linsenförmiges Verbindungsstück (Os lentiforme) mit dem Ambos articulirt, andererseits mit seiner plattenförmigen Basis in der Fenestra ovalis festsitzt.

Für die hier vertretene Ansicht, dass der Steigbügel dem zweiten, Hammer und Ambos dem ersten Schlundbogen angehören, spricht auch das wichtige Verhältniss der Nervenvertheilung am Musculus stapedius und am Tensor tympani, wie kürzlich in zutreffender Weise von Rabl hervorgehoben worden ist. Der Muskel des Steigbügels wird vom Nerv des zweiten Schlundbogens, dem Facialis versorgt, er bildet eine zusammengehörige Gruppe mit dem M. stylohyoideus und dem hinteren Bauch des Biventer; der Muskel des Hammers empfängt einen Ast des Trigeminus, welcher der Nerv des Kieferbogens ist.

Die Trennung der Innervationsgebiete macht sich auch sonst noch an den Gaumenmuskeln geltend, von denen der eine, der Tensor veli palatini, vor der Eustachi'schen Röhre, dem Rest der ersten Schlundspalte, entspringt und daher dem Trigeminus zugetheilt ist, während der Levator veli palatini und Azygos uvulae hinter ihr liegen und, weil zum Zungenbeinbogen gehörig, Zweige des Facialis empfangen. (Rabl.)

Anfangs befinden sich alle Gehörknöchelchen in weiches Gallertgewebe eingebettet ausserhalb der Paukenhöhle, die noch als eine enge Spalte erscheint. Erst nach der Geburt ändert sich dieses Verhältniss. Unter Aufnahme von Luft weitet sich die Paukenhöhle aus, ihre Schleimhaut stülpt sich zwischen die Gehörknöchelchen aus, wobei das oben erwähnte Gallertgewebe einem Schrumpfungsprocess anheimfällt. Gehörknöchelchen und Chorda tympani kommen so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen, genau betrachtet aber sind sie gleichsam nur in dieselbe vorgeschoben, da sie auch beim Erwachsenen noch in Schleimhautfalten eingeschlossen sind und vermittelst derselben mit der Wand der Paukenhöhle ihren ursprünglichen und genetisch begründeten Zusammenhang bewahren.

Bis jetzt ist im Grossen und Ganzen der Aufbau des Kopfskelets noch ein einfacher. Dagegen erreicht er auf dem dritten Entwicklungsstadium mit dem Eintritt des Verknöcherungsprocesses in kurzer Zeit eine sehr hohe Complication. Die Complication wird namentlich dadurch herbeigeführt, dass sich zwei vollständig verschiedene Knochenarten entwickeln, von denen man die einen als primordiale, die anderen als Deck- oder Belegknochen bezeichnet hat.

Primordiale Knochen sind solche, die sich aus dem knorpeligen Primordialskelet selbst entwickeln. Entweder entstehen hierbei, wie es bei der Verknöcherung der Wirbelsäule, der Rippen und des Brustbeins beschrieben wurde, Knochenkerne im Inneren des Knorpels nach Erweichung und Auflösung seiner Grundsubstanz, oder es wird von der Knorpeloberhaut (dem Perichondrium) aus, anstatt Knorpel, Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel unmittelbar aufgelagert. Im ersten Fall kann man von einer entochondralen, im zweiten Fall von einer perichondralen Verknöcherung reden. Auf beide Weisen kann das knorpelige Primordialskelet verdrängt und durch ein knöchernes ersetzt werden, wobei in den einzelnen Wirbelthierclassen Knorpelreste in bald grösserem, bald kleinerem Umfang erhalten bleiben können.

Die Deck- oder Belegknochen dagegen nehmen ausserhalb des Primordialschädels in dem dasselbe einhüllenden Bindegewebe ihren Ursprung entweder in der seine Oberfläche bedeckenden Haut oder in der die Kopfdarmhöhle auskleidenden Schleimhaut. Sie sind daher Verknöcherungen, welche am ganzen übrigen Axenskelet nicht vorkommen und welche auch dem Kopfskelet ursprünglich fremd sind. Daher kann man sie auf frühen Entwicklungsstadien und in manchen Wirbelthierclassen selbst beim erwachsenen Thier abpräpariren, ohne den Primordialschädel in irgend einer Weise zu beschädigen. Anders liegt es bei den primären Knochen, deren Entfernung immer eine theilweise Zerstörung des Knorpelskelets bedingt.

Wenn die Belegknochen dem Kopfskelet, wie oben gesagt wurde, ursprünglich fremd sind, so erwächst daraus die Frage nach ihrer Herkunft. Zu ihrer Beantwortung muss ich etwas weiter ausholen.

Bei niederen Wirbelthieren entwickelt sich ausser dem inneren knorpeligen Axenskelet noch ein äusseres oder *Hautskelet*, welches zum Schutz der ganzen Körperoberfläche dient, aber auch noch eine Strecke weit sich in die Kopfdarmhöhle hineinerstreckt. Im einfachsten Zustand besteht es, wie der Schuppenpanzer der Selachier, aus kleinen, dicht bei einander gelegenen Zähnchen oder Stacheln, die durch Verknöcherung von Haut- und Schleimhautpapillen hervorgegangen sind. In anderen Abtheilungen der Fische setzt sich der Hautpanzer aus grösseren oder kleineren Knochenplatten zusammen, die auf ihrer freien Fläche zahlreiche Zähnchen oder einfachere Stacheln tragen. Sie werden als Schuppen, Schilder, Tafeln, Hautknochen, je nach ihrer Form und Grösse, beschrieben; sie lassen sich aus dem Placoidschuppenpanzer der Selachier in sehr einfacher Weise ableiten, dadurch dass grössere oder kleinere Gruppen von Zähnchen an ihrer Basis verschmolzen sind und so grössere oder kleinere Skeletstücke erzeugt haben. Grössere Knochenstücke entstehen meist im Bereich des Kopfskelets und besonders an solchen Stellen, wo knorpelige Theile der Schädelkapsel oder der

Schlundbogen dicht an die Oberfläche herantreten. So findet man bei vielen Ganoiden und Teleostiern das Gehirn von einer doppelten Kapsel eingehüllt, von einer inneren, rein knorpeligen, oder mit Knochenkernen versehenen Kapsel, und von einem ihr unmittelbar aufliegenden, knöchernen Panzer.

Bei den höheren Wirbelthieren wird das Hautskelet meist vollständig rückgebildet, am Kopf aber bleibt es zum grossen Theil erhalten und liefert die oben erwähnten Deck- und Belegknochen, die zur Ergänzung und Vervollständigung des inneren Skelets beitragen.

In ihre ursprüngliche Entwicklung kann man bei vielen Amphibien noch interessante Einblicke thun (Fig. 301). Pflugschar- und Gaumenbeine zum Beispiel, welche Belegknochen sind, entstehen bei sehr



Fig. 301. Pflugscharbein (Vomer) einer 1,3 cm langen Axolotllarve.

Durch Verschmelzung von Zähnen *z*, *z* ist eine zahntragende Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden; *z'* in Entwicklung begriffene Zahnspitzchen, die sich später an den Rand der Knochenplatte ansetzen und zu ihrem Wachsthum beitragen.

jungen Tritonlarven in der Weise, dass sich in der Schleimhaut der Mundhöhle kleinere Zähnchen (*z'*) bilden, und dass diese dann an ihrer Basis zu kleinen, zahntragenden Knochenplatten (*z*,*z*) verschmelzen. Die Knochenplatten vergrössern sich eine Zeit lang, indem in der benachbarten Schleimhaut weitere Zahnspitzchen angelegt werden, die sich an ihren Rand neu ansetzen; später verlieren sie häufig den Besatz der Zähnchen, welche resorbirt und zerstört werden.

Der hier geschilderte ursprüngliche Entwicklungsprocess der Deckknochen ist bei den meisten Amphibien, man kann sagen, abgekürzt. Bei ihnen werden an den Stellen der Schleimhaut, welche Pflugschar- und Gaumenbein einnehmen, Zahnspitzchen überhaupt nicht mehr angelegt, sondern es findet in der Gewebsschicht, in welcher sonst die Basen der Zähnchen verschmolzen sein würden, ein Verknöcherungsprocess direct statt. In derselben abgekürzten Weise nehmen dann auch die Deckknochen bei allen Reptilien, Vögeln und Säugethieren ihren Ursprung.

Ueber die ursprüngliche Stellung der Deckknochen zum Primordialskelet geben ebenfalls die Schädel vieler Amphibien (Frosch, Axolotl) den besten Aufschluss (Fig. 302). Man findet die Deckknochen locker dem Primordialschädel aufgelagert und kann sie bei einiger Geschicklichkeit leicht entfernen. So sind auf der linken Seite der nebenstehenden Figur die Praemaxillaria (*Pmx*), Maxillaria (*M*), Vomer (*Vo*), Palatinum (*Pa*), Pterygoid (*Pt*), Parasphenoid (*Ps*) abgelöst, während sie rechts erhalten sind. Nach ihrer Ablösung gewinnt man das eigentliche innere Kopfskelet, eine noch zum grossen Theil aus dem ursprünglichen Knorpelgewebe bestehende Kapsel (*N*, *N'*, *PP*, *Qu*), in welcher aber an einzelnen Stellen Knochenstücke gleichsam eingelassen sind: die Occipitalia (*O.lat*), Petrosa (*Pro*), Sphenoidea (*E*) etc.

Bei den höheren Wirbelthieren, insbesondere bei den Säugethieren, ist das Verhältniss, in welchem das Primordialcranium, die primären Verknöcherungen und die Belegknochen ursprünglich zu einander ge-

standen haben, nur auf sehr frühen Entwicklungsstadien zu erkennen, während es beim erwachsenen Thiere ausserordentlich verwischt wird. Hierzu tragen verschiedene Faktoren bei.

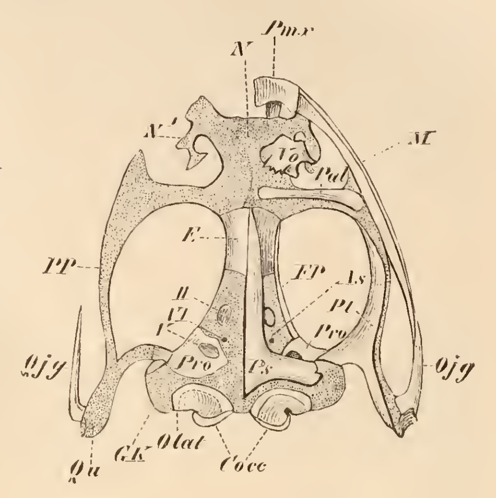


Fig. 302. Schädel vom Frosch (Rana esculenta). Ansicht von unten. Nach Ecker.

Der Unterkiefer ist entfernt. Auf der linken Seite der Figur sind die Belegknochen vom knorpeligen Theil des Schädels abgelöst worden

Cocc Condyli occipitales; *Olat* Occipitale laterale; *GK* Gehörkapsel; *Qu* Quadratum; *Qjg* Quadrate-Jugale; *Pro* Prooticum; *Ps* Parasphenoid; *As* Alisphenoid; *Pt* knöchernes Pterygoid; *PP* Palato-Quadratum; *FP* Fronto-Parietale; *E* Ethmoid (Os en ceinture); *Pal* Palatinum; *Vo* Vomer; *M* Maxilla; *Pmx* Praemaxillare; *NN1* knorpeliges Nasengerüst; *II*, *V*, *VI* Austrittsöffnung des N. opticus, Trigeminus und Abducens.

Einmal wird das knorpelige Primordialcranium von Anfang an in einem theilweise verkümmerten Zustande angelegt, wie denn ein grosser Theil der Decke fehlt und die Oeffnung durch eine Bindegewebsmembran verschlossen wird.

Zweitens schwindet es später theils durch Auflösung, theils durch Umwandlung in primordiale Knochen fast vollständig bis auf geringe Reste, welche sich allein in der knorpeligen Nasenscheidewand und den damit verbundenen Knorpeln der äussern Nase erhalten haben.

Drittens ist am ausgebildeten Schädel eine Unterscheidung der primordialen Knochen und der Deckknochen nicht mehr möglich. Denn letztere verlieren ihre oberflächliche Lage, verbinden sich mit den aus dem Primordialschädel entstandenen Knochen innig und bilden, die Lücken ausfüllend, mit ihnen ein festes geschlossenes Knochengehäuse gemischten Ursprungs.

Viertens verschmelzen beim erwachsenen Thiere vielfach Knochen, die beim Embryo getrennt angelegt werden und sich bei niederen Wirbelthieren auch getrennt erhalten. Es verschmelzen nicht nur Knochen desselben Ursprungs, sondern auch Beleg- und primordiale Knochen, wodurch die Möglichkeit ihrer Unterscheidung später vollständig aufgehoben wird. Viele Knochen des menschlichen Schädels stellen somit Knochencomplexe dar.

Im Allgemeinen kann als Regel gelten, dass die Verknöcherungen an der Basis und Seitenwand des Schädels primordiale sind, dass dagegen an der Decke und im Gesicht Belegknochen auftreten.

Im Einzelnen gehören zu den primordialen Elementen folgende Theile des menschlichen Schädels. 1) das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des oberen Theils der Schuppe, 2) das Keilbein mit Ausnahme der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes, 3) das Siebbein mit unterer Muschel, 4) die Pyramide und der Warzenfortsatz des

Schläfenbeins, 5) die Gehörknöchelchen: Hammer, Ambos, Steigbügel, 6) der Körper des Zungenbeins mit grossem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen 1) das Scheitelbein, 2) das Stirnbein, 3) die Schuppe des Schläfenbeins, 4) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 5) der Annulus tympanicus, 6) das Gaumenbein, 7) Pflugscharbein, 8) Nasenbein, 9) Thränenbein, 10) Jochbein, 11) Oberkiefer, 12) Unterkiefer, 13) der obere Theil der Schuppe des Hinterhauptsbeins.

Nach dieser Uebersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

I. Knochen der Schädelkapsel.

1) Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des dritten Monats von vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach unten, ein anderer nach oben vom Hinterhauptsloch, zwei weitere zu den Seiten desselben. Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grad ihrer Entwicklung durch breitere, später schmälere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbelthieren, Fischen, Amphibien (Fig. 302 *O lat*) erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugethieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weiter oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungscentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Dasselbe beginnt schon im dritten Foetalmonat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen die Schuppe zu bilden, doch so, dass noch bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Theile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitalia lateralia und O. basilare noch durch schmale Knorpelreste von einander getrennt. Im ersten Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitenteilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im dritten bis vierten Jahre der Grundtheil (pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus 5 getrennten Knochen entstandener Complex.

2) Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die in niederen Wirbelthierclassen getrennt bleibende Theile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptsbeins nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickeln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die grossen Flügel.

Bei den meisten Säugethieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen, die grossen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welche sich nach vorn an das Hinterhauptsbein anschliessen. Beim Menschen vereinigen sich auch noch diese durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifens zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzungen der zahlreichen Knochenkerne gehen hier

in der Reihenfolge vor sich, dass im sechsten foetalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt und im ersten Lebensjahre sich noch die grossen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äusseren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden. Im Bindegewebe der Seitenwand der Mundhöhle entwickeln sich besondere Verknöcherungsherde und liefern ein dünnes Knochenblättchen, das sich bei vielen Säugethieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skeletstück (Os pterygoideum) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3) Das Schläfenbein ist ein Complex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum grössten Theil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Theil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschliesst und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des 2. Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen zwei Deckknochen, Schuppe und Paukentheil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind, wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von diesen ist der Paukentheil (Fig. 300 *pr*) anfänglich ein schmaler, knöcherner Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfells dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach aussen von den Gehörknöchelchen, besonders nach aussen vom Hammer (*ha*) und des mit ihm verbundenen Meckel'schen Knorpels (*MK*). So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen unter einander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äusseren Gehörgang zur Stütze dient; diese verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der Hammerfortsatz beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschoben waren.

Bei niederen Wirbelthieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als Os petrosum, Os tympanicum, Os squamosum unterschieden.

4) Das Siebbein ist ein rein primordialer Knochen, der sich aus dem hinteren Theil der knorpeligen Nasenkapsel entwickelt, während der vordere Theil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äusseren Nasenknorpel liefert.

„Die Ossification beginnt in der Lamina papyracea im fünften Monat. Dann folgt die Verknöcherung der unteren und der mittleren Muschel. Bei der Geburt stehen diese durch knorpelige Theile des Siebbeins in Zusammenhang. Nach der Geburt verknöchert die senkrechte Platte mit der Crista galli zuerst, dann folgt die Ossification der oberen Muschel und der allmählich sich bildenden Labyrinthe, von denen aus auch die betreffende Hälfte der Siebplatte verknöchert. Erst vom

5.—7. Jahre tritt eine Vereinigung der beiden seitlichen Hälften mit der Lamina perpendicularis ein." (GEGENBAUR).

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im Allgemeinen am Anfange des dritten Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Thränenbein und Pflugscharbein. Von diesen ist auch das Stirnbein ursprünglich eine paarige Bildung und besteht in diesem Zustand noch bis in's zweite Lebensjahr hinein, in welchem die Verschmelzung der Stirnnaht beginnt. Nasen- und Thränenbein sind Belegknochen der knorpligen Nasenkapsel. Das Pflugscharbein entsteht zu beiden Seiten der knorpligen Nasenscheidewand im dritten Monat als paarige Bildung. Die beiden Lamellen verschmelzen später unter Schwund des zwischen ihnen gelegenen Knorpels.

II. Knochen des Visceralskelets.

Die übrigen Kopfknochen, welche bisher nicht erwähnt wurden, gehören dem Visceralskelet an, theils als primordiale, theils als Belegknochen.

Die ersteren sind das Zungenbein und die Gehörknöchelchen (vielleicht auch der Schildknorpel); sie zeichnen sich durch sehr geringe Dimensionen aus und treten gegenüber den mächtig entwickelten Belegknochen sehr in den Hintergrund. Das Zungenbein beginnt gegen Ende des embryonalen Lebens von mehreren Punkten aus zu verknöchern. Die Gehörknorpelchen erhalten schon im vierten Monat vom Periost aus einen knöchernen Ueberzug, wobei an manchen Stellen Knorpelreste auch beim Erwachsenen erhalten bleiben. Nach neueren Untersuchungen erweist sich der Hammer als ein zusammengesetztes Skeletstück. Der lange Fortsatz nämlich entwickelt sich als ein Belegknochen auf dem Theil des MECKEL'schen Knorpels, der zwischen Felsenbein und Paukenring hindurchtritt. Während der Knorpel sich rückbildet, verschmilzt der Belegknochen mit dem grösseren primordialen Theil des Hammers. Wahrscheinlich entspricht er dem Os angulare niederer Wirbelthiere.

Die Belegknochen des Visceralskelets, Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein, Jochbein und Unterkiefer entwickeln sich in der Umgebung der Mundöffnung im Bindegewebe des häutigen Ober- und Unterkieferfortsatzes.

Die Oberkiefer sind ein Complex von zwei Paar Knochen, die sich bei den meisten Wirbelthieren auch getrennt erhalten. Ein Paar entwickelt sich auf den beiden Oberkieferfortsätzen lateral von der knorpeligen Nasenkapsel. Das andere Paar erscheint in der achten bis neunten Woche, wie TH. KÖLLIKER genau verfolgt hat, auf dem zwischen beiden Nasenlöchern gelegenen Theil des Stirnfortsatzes. Es entspricht einem wirklichen paarigen Zwischenkiefer (Intermaxillare, Praemaxillare) und schliesst die Anlagen der vier Schneidezähne in sich ein.

Die zwei Zwischenkiefer verschmelzen beim Menschen frühzeitig mit den Anlagen der zwei Oberkiefer, nachdem sich zuvor die zwei häutigen Oberkieferfortsätze mit den inneren Nasenfortsätzen verbunden haben. An jugendlichen Schädeln bezeichnet noch eine vom Foramen incisivum quer nach aussen ziehende nahtartige Stelle (die Sutura incisiva), welche zuweilen auch beim Erwachsenen erhalten ist, die Grenze zwischen Maxillare und Intermaxillare.

Von den zwei Oberkiefern wachsen frühzeitig horizontale Lamellen in die Gaumenfortsätze hinein und erzeugen mit entsprechenden Fortsätzen der beiden Gaumenbeine den harten oder knöchernen Gaumen.

Gaumen- und Flügelbeine entwickeln sich in der Decke und Seitenwand der Mundhöhle, sie sind daher Schleimhautknochen. Letztere legen sich knorpeligen, nach unten gerichteten Auswüchsen der grossen Keilbeinflügel an. Bei vielen Säugethieren erhalten sie sich, wie schon oben erwähnt wurde, von ihnen zeitlebens getrennt, beim Menschen verwachsen sie mit ihnen und werden nun als innere Lamellen der Flügelfortsätze von den äusseren Lamellen unterschieden, welche durch Verknöcherung des Knorpels ihren Ursprung nehmen.

Die einzelnen Vorgänge bei der Entwicklung des Visceralskelets, welche hier und in früheren Abschnitten besprochen worden sind, geben die Grundlage ab für das Verständniss von Missbildungen, welche beim Menschen ziemlich häufig in der Oberkiefer- und Gaumengegend beobachtet werden. Ich meine die Lippen-, Kiefer- und Gaumenspalten, welche nichts Anderes als Hemmungsmissbildungen sind. Sie entstehen, wenn die einzelnen Anlagen, von welchen die Oberlippe, der Oberkiefer und der Gaumen gebildet werden, nicht zur normalen Vereinigung gelangen (Fig. 256—259).

Die Hemmungsmissbildung kann sehr verschiedene Variationen darbieten, je nachdem die Verwachsung gänzlich oder nur theilweise, auf beiden Seiten des Gesichts oder nur einseitig unterblieben ist.

Bei totaler Hemmung, bei doppelseitiger Gaumen-, Kiefer-, Lippenspalte stehen beide Nasenhöhlen mit der Mundhöhle durch eine von vorn nach hinten durchgehende linke und rechte Spalte in weitem Zusammenhang. Von oben ragt die Nasenscheidewand frei in die Mundhöhle hinein, nach vorn verbreitert sie sich und trägt hier den mangelhaft ausgebildeten Zwischenkiefer mit den verkümmerten Schneidezähnen. Vor ihm liegt ein kleiner Hautwulst, die Anlage des Mittelstücks der Oberlippe. Seitwärts von den Spalten und den Nasenlöchern, die nach unten keinen Abschluss erhalten haben, liegen die beiden getrennten Oberkieferfortsätze mit den knöchernen Oberkiefern und den Anlagen der Eck- und Backzähne. Von ihnen springen die horizontalen Gaumenplatten nur eine kleine Strecke weit als Leisten in die Mundhöhle vor und haben den Anschluss an die Nasenscheidewand nicht erreicht. Eine derartige Missbildung ist sehr lehrreich für das Verständniss der oben beschriebenen Entwicklungsprocesse.

Wenn die Hemmung nur eine theilweise ist, so kann die Verschmelzung entweder nur an den Oberkieferfortsätzen oder nur an den Gaumenplatten auf einer oder auf beiden Seiten unterbleiben. Im ersten Fall entsteht die Kieferlippenspalte oder sogar nur eine Lippenspalte (Hasenscharte), während harter und weicher Gaumen normal gebildet sind. Im anderen Fall ist der Oberkiefer gut entwickelt und äusserlich von einer Missbildung nichts wahrzunehmen, während ein einseitiger oder doppelseitiger Spalt durch den weichen Gaumen oder auch noch gleichzeitig durch den harten Gaumen hindurchgeht (Wolfsrachen).

Mit eingreifenden Metamorphosen ist die Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers verbunden. Wie schon früher dargestellt wurde, wird bei den jüngsten Embryonen die Mundhöhle von unten her durch die häutigen Unterkieferfortsätze begrenzt. In ihnen entwickelt sich dann (Fig. 303) der MECKEL'sche Knorpel (*M.K.*), der

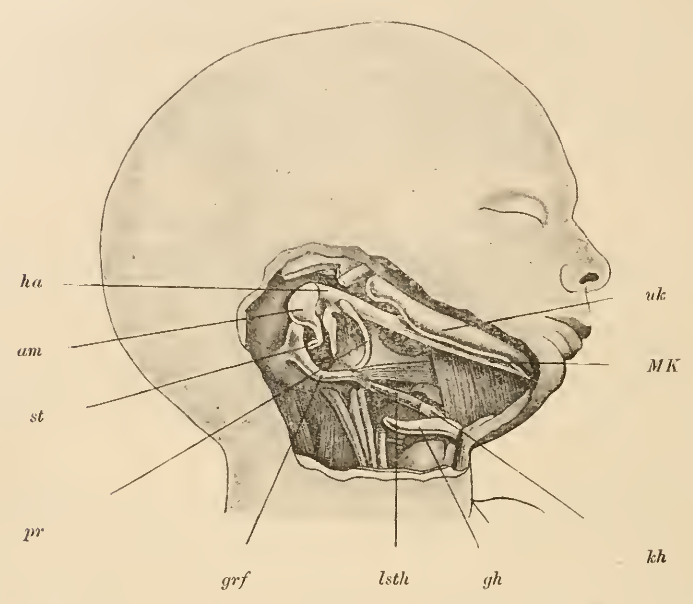


Fig. 303. Kopf und Hals eines menschlichen Embryo von etwa 18 Wochen mit freigelegtem Visceralskelet. Vergrössert. Nach KÖLLIKER.

Der Unterkiefer ist etwas gehoben, um den MECKEL'schen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Das Trommelfell ist entfernt und der Paukenring (Annulus tympanicus) sichtbar.

ha Hammer, der noch ohne Unterbrechung in den MECKEL'schen Knorpel *Mk* übergeht; *uk* knöcherner Unterkiefer (Dentale), mit seinem am Schläfenbein articulirenden Gelenkfortsatz; *am* Ambos; *st* Steigbügel; *pr* Paukenring (Annulus tympanicus); *grf* Griffelfortsatz; *l.sth* Ligamentum stylohyoideum; *kh* kleines Horn des Zungenbeins; *gh* grosses Horn des Zungenbeins.

mit seinem Schädelende die Anlage des Hammers (*ha*) liefert und mittelst desselben mit dem Ambos (*am*) in Gelenkverbindung steht. An seinem ventralen Ende verbindet er sich in der Mittellinie bei den Säugethieren mit dem entsprechenden Theil der andern Seite, während beim Menschen ein kleiner Zwischenraum zwischen ihnen bleibt.

Bei den Selachiern fungirt der Knorpel (Fig. 295 *U*) zusammen mit dem knorpeligen Palatoquadratum (*O*) als echter Kieferapparat, indem er auf seinen Rändern die nur in der Schleimhaut befestigten Zähne trägt, und indem sich an seine Oberfläche die Kaumuskeln ansetzen.

In anderen Wirbelthierclassen bildet sich der Unterkiefer zu einem oft sehr zusammengesetzten Apparat aus. Im Knorpel entwickeln sich Verknöcherungen, von denen die wichtigste im Gelenktheil auftritt und das Articulare liefert. Dazu gesellen sich mehrere im umgebenden Bindegewebe entstehende Belegknochen, von denen wir zweien, dem Angulare und dem Dentale bei den Säugethieren

wieder begegnen. Beide legen sich an der Aussenseite des Knorpelstabs an, das Angulare nahe am Gelenk, das Dentale nach vorn von ihm bis zur Symphyse. Letzteres wird ein wichtiges Skeletstück, das in seinem oberen Rand die Zähne aufnimmt und den MECKEL'schen Knorpel der Art umwächst, dass er wie in einen Cylinder eingeschlossen ist.

Bei Fischen, Reptilien und Amphibien werden nun die Belegknochen mit dem in ihnen eingeschlossenen MECKEL'schen Knorpel zusammen im primären Kiefergelenk, zwischen Palatoquadratum und Os articulare bewegt.

Bei den Säugethieren erfährt der ganze primäre Unterkieferapparat eine tiefgreifende Umgestaltung hauptsächlich wohl als Folge der Ausbildung eines sich neu entwickelnden, secundären Kiefergelenks (Fig. 303). Das Dentale nämlich tritt in eine directe Gelenkverbindung mit der Schädelkapsel durch einen Knochenfortsatz, der sich mit der Schuppe des Schläfenbeins in einiger Entfernung vor dem primären Gelenk beweglich verbindet. Hierdurch wird das letztere für den Kauakt überflüssig und ausser Function gesetzt; an seine Stelle tritt die secundäre zwischen den Belegknochen direct entstandene Gelenkverbindung. Die Folge davon ist, dass der primäre Unterkieferapparat in seiner Entwicklung gehemmt und theils zu anderen Zwecken dienstbar gemacht wird, theils vollständig verkümmert.

In dem häutigen Oberkieferfortsatz und aus dem oberen Theil des MECKEL'schen Knorpels entstehen Ambos (Fig. 303 *am*) und Hammer (*ha*), ersterer dem Palatoquadratum (resp. Quadratum), letzterer dem Articulare anderer Wirbelthiere entsprechend. Das Hammer-Ambosgelenk ist daher das primäre Kiefergelenk niederer Wirbelthiere. Mit dem Hammer verbindet sich als Belegknochen das rudimentär gewordene Angulare und liefert den langen Fortsatz desselben.

Der übrige Theil des MECKEL'schen Knorpels (*M.K.*) beginnt beim Menschen vom sechsten Monat an zu verkümmern. Eine Strecke, welche vom langen Fortsatz des Hammers oder der Fissura petrotympanica bis zur Eintrittsstelle in den knöchernen Unterkiefer am Foramen alveolare reicht, wandelt sich in einen Bindegewebsstreifen, das Ligamentum laterale internum maxillae inferioris, um. Eine kleine Strecke nahe am vorderen Ende erhält schon früh einen besonderen Knochenkern und verschmilzt mit dem Belegknochen. Was sonst noch vom MECKEL'schen Knorpel im Canal des Unterkiefers vom Foramen alveolare an eingeschlossen ist, wird allmählich zerstört und aufgelöst, doch werden Reste des Knorpels noch beim Neugeborenen in der Symphyse aufgefunden.

Ursprünglich ist der knöcherne Unterkiefer eine paarige Bildung, bestehend aus zwei zahntragenden Hälften. Diese erhalten sich bei vielen Säugethieren auch getrennt und werden durch Bindegewebe zu einer Symphyse verbunden. Beim Menschen vereinigen sie sich im ersten Lebensjahr durch Verknöcherung des Zwischengewebes zu einem unpaaren Stück.

Eine besondere Eigenthümlichkeit zeigt das Gelenkende des sich als Belegknochen entwickelnden Unterkiefers. Anstatt sich direct durch Verknöcherung der bindegewebigen Grundlage nach Art des vorderen Abschnitts anzulegen, erscheint hier zuerst ein knorpelartiges, aus grösseren blasigen Zellen und weicher Zwischensubstanz bestehendes Gewebe, das

allmählich in Knochen umgewandelt wird. Es entsteht hierdurch eine gewisse Aehnlichkeit mit der Entwicklung der primordialen Knochen. Dass dieselbe aber nur eine oberflächliche ist, ergiebt sich schon aus dem verschiedenen Bau des Kiefergelenks, auf welchen ich noch einmal in einem späteren Abschnitt zurück kommen werde.

c) Ueber die Stellung des Kopfskelets zum Rumpfskelet.

Schon in verschiedenen Abschnitten dieses Lehrbuchs, bei Besprechung der Ursegmente, des Nervensystems, besonders aber jetzt bei Besprechung des Axenskelets wurde auf vielfache Uebereinstimmungen hingewiesen, welche zwischen Einrichtungen des Kopfes und des Rumpfes wahrgenommen werden. Bei einer kritischen Vergleichung dieser beiden Körperabschnitte erwachsen viele bedeutsame Fragen, welche seit vielen Jahrzehnten die besten Morphologen beschäftigt haben. Es möchte daher hier wohl am Platze sein auf dieselben im Anschluss an das mitgetheilte Thatsachenmaterial noch näher einzugehen und die Stellung zu bestimmen, in welcher Kopf und Rumpf, insbesondere aber das Kopfskelet und das Rumpfskelet zu einander stehen.

Ehe ich den augenblicklichen Stand der Frage beleuchte, will ich zuvor noch einen kurzen Ueberblick über die Geschichte dieser Forschungen geben, welche man unter dem Namen

„der Wirbeltheorie des Schädels“

zusammengefasst hat.

Das Verhältniss, in welchem der vordere und der hintere Abschnitt des Rumpfskelets im Bauplan der Wirbelthiere zu einander stehen, wurde zum ersten Male am Anfang unseres Jahrhunderts, als sich die Schule der Naturphilosophen zu regen begann, einer tieferen wissenschaftlichen Erörterung unterworfen. Das Problem wurde von zwei verschiedenen Seiten, vom Naturphilosophen Oken und vom Dichter Goethe, ohne dass der eine vom andern beeinflusst worden wäre, in sehr ähnlicher Weise zu lösen gesucht.

Nach der Oken-Goethe'schen Wirbeltheorie ist der Schädel der vorderste Theil der Wirbelsäule und aus einer kleinen Anzahl umgeänderter Wirbel zusammengesetzt, Oken unterschied ihrer drei in seinem 1807 erschienenen, „über die Bedeutung der Schädelknochen“ betitelten Programm, mit welchem er eine ihm in Jena übertragene Professur antrat. Er nannte sie den Ohr-, Augen- und Kiefer-Wirbel.

Wie ein Rumpfwirbel, so soll auch jeder Kopfwirbel aus mehreren Theilen, aus einem Wirbelkörper, aus zwei Bogenstücken und dem dorsal abschliessenden Dorn, zusammengesetzt sein. Am deutlichsten glaubten Oken, Goethe und ihre zahlreichen Anhänger diese Zusammensetzung am letzten Schädelwirbel, dem Hinterhauptsbein zu erkennen, an welchem die Basis dem Wirbelkörper, die Gelenktheile den seitlichen Bogen und die Schuppe einem Wirbeldorn verglichen wurden.

Einen zweiten Schädelwirbel erblickte man im hinteren Keilbeinkörper, welcher mit den grossen Flügelfortsätzen und den beiden Scheitelbeinen zusammen einen zweiten Knochenring um das Gehirn bildet.

Einen dritten Wirbel liess man sich aus dem vorderen Keilbeinkörper, den kleinen Flügeln und dem Stirnbein aufbauen.

Von vielen Forschern wurde als ein vierter, vorderster Schädelwirbel noch das Siebbein aufgeführt. Eine Anzahl von Knochen, welche sich diesem Schema nicht fügen wollten, fasste man als Bildungen eigener Art auf, brachte sie theils in Beziehung zu den Sinnesorganen als Sinnesknochen, theils verglich man sie den Rippen des Brustkorbs.

In dieser Form, welche im Einzelnen mannichfache Modificationen untergeordneter Art erfuhr, hat die Oken-Goethe'sche Wirbeltheorie des Schädels Jahrzehnte lang die Morphologie beherrscht und die Grundlage zahlreicher Untersuchungen gebildet. Sie hat anregend und befruchtend gewirkt, bis sie bei einer tieferen Einsicht in den Bau der Wirbelthiere als verfehlt und falsch hat aufgegeben werden und der Macht zahlreicher neu entdeckter Thatsachen weichen müssen.

Denn weder die vergleichende Osteologie des Schädels noch die emporblühende entwicklungsgeschichtliche Forschung hat in einer befriedigenden Weise zeigen können, welche Knochen als Wirbelstücke wirklich gedeutet werden können. Es tauchten hierüber die verschiedenartigsten, mehr oder minder willkürlichen Meinungen auf. Auch war eine Einigung über die Anzahl der Wirbel, die im Kopfskelet enthalten sein sollten, nicht zu erzielen. Einige Forscher nahmen ihrer 6, andere 5, 4 oder selbst nur 3 an.

Dem unerquicklichen Zustand, in welchem man ungeachtet der überall auftauchenden Widersprüche gleichwohl an der Wirbeltheorie mit Zähigkeit festhielt, hat Huxley zuerst in seinen Elementen der vergleichenden Anatomie durch sachgemässe Kritik ein Ende bereitet. Bei seinen Darlegungen ging er namentlich von einer Reihe von Thatsachen aus, welche die entwicklungsgeschichtliche Forschung an das Licht gefördert hatte. Als solche für die Schädelfrage wichtige Errungenschaften sind vor allen Dingen folgende aufzuführen:

Erstens die Entdeckung, dass sich das Kopfskelet wie die Wirbelsäule aus einem knorpeligen Zustand entwickelt, und dass das Gehirn zuerst von einem knorpeligen Primordialcranium eingeschlossen wird. (Baer, Dugès, Jacobson.)

Zweitens die vornehmlich durch Kölliker begründete Lehre, dass die Knochen des Kopfskelets ihrer Entwicklung nach sich in zwei Gruppen sondern, in die primordialen Knochen, welche im Primordialcranium selbst entstehen, und in die secundären oder Belegknochen, die im einhüllenden Bindegewebe ihren Ursprung nehmen.

Drittens der Einblick, welchen man durch die wichtigen Arbeiten von Rathke und Reichert in die Metamorphosen des Visceralskelets und dadurch in die Entwicklung des Kiefergaumenapparats und der Gehörknöchelchen gewann.

Durch eine Prüfung dieser verschiedenen Thatsachen ist Huxley zu dem wichtigen und durchaus berechtigten Endergebniss geführt worden, dass man in keinem einzigen Schädelknochen eine Modification eines Wirbels erblicken darf, dass der Schädel ebensowenig eine modificirte Wirbelsäule, als die Wirbelsäule ein modificirter Schädel ist; dass vielmehr beide wesentlich gesonderte und verschiedene Modificationen einer und derselben Bildung sind.

Während Huxley auf einem negativen, die Wirbeltheorie einfach

ablehnenden Standpunkt stehen blieb, hat GEGENBAUR die von GOETHE und OKEN angeregte, aber aus Unkenntniss der Thatsachen falsch beantwortete Frage nach der Stellung von Schädel und Wirbelsäule wieder zum Gegenstand tieferen, vergleichenden Studiums gemacht. Indem er richtig erkannte, dass die Aufgabe nur durch genaue Untersuchung des Primordialskelets gelöst werden könne, wählte er zum Untersuchungsobject den knorpeligen Schädel der Selachier und suchte in seinem bahnbrechenden Werk „das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere" den Nachweis zu führen, dass das Primordialcranium durch Verschmelzung aus einer Anzahl den Wirbeln gleichwerthiger Segmente entstanden sei. An Stelle der OKEN-GOETHE'schen Wirbeltheorie stellte er die Segmenttheorie des Schädels, wie ich die Lehre von GEGENBAUR zu bezeichnen vorschlage.

GEGENBAUR geht von der richtigen Anschauung aus, dass die Segmentation eines Körperabschnittes sich nicht nur in der Gliederung der Wirbelsäule, sondern auch noch in manchen anderen Einrichtungen zu erkennen gebe, in der Anordnungsweise der Hauptnervenstämme und in den mit dem Axenskelet sich verbindenden unteren Bogenbildungen. Er untersucht daher die Hirnnerven der Selachier und gelangt zu dem Schluss, dass dieselben mit Ausnahme des Riech- und Sehnerven, welche umgewandelte Theile des Gehirns selbst sind, sich ähnlich wie Spinalnerven nach ihrem Ursprung und ihrer peripheren Verbreitung verhalten. Ihre Anzahl bestimmt er auf 9 Paar; er folgert hieraus, dass auch die Strecke des Kopfskelets, welche von den 9 wie Rückenmarksnerven segmental angeordneten Hirnnerven durchsetzt wird, 9 Wirbelsegmenten gleichwerthig und durch eine sehr frühzeitig stattgefundene Verschmelzung derselben entstanden sein müsse.

Von denselben leitenden Gesichtspunkten aus betrachtet GEGENBAUR das Visceralskelet der Selachier. In den Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen erblickt er Skeletstücke, welche an der Wirbelsäule durch die Rippen vertreten werden.

Da nun zu je einem Rippenpaar je ein Wirbelsegment gehört, wird ein gleiches Verhalten auch für die Visceralbogen als ursprüngliche Einrichtung vorausgesetzt. So führt auch diese Betrachtungsweise wieder zu dem Ergebniss, dass das Primordialcranium, da zu ihm wenigstens 9 Visceralbogen als untere Bogenbildungen hinzugehören, wenigstens aus 9 Segmenten hervorgegangen sei.

Eine derartige Entstehung nimmt GEGENBAUR nur für den hinteren, von der Chorda durchsetzten Abschnitt des Schädels an, in welchem auch allein die austretenden Nerven mit Rückenmarksnerven übereinstimmen. Er unterscheidet ihn daher als vertebralen von dem vorderen oder dem evertebralen Abschnitt, der keine Segmentirung erkennen lässt und vor dem vorderen Ende der Chorda beginnt. Er deutet den letzteren als eine Neubildung, welche sich erst später durch Vergrösserung des vertebralen Schädels nach vorn angelegt hat.

Die grossen Verschiedenheiten, welche zwischen Schädel und Wirbelsäule bestehen, erklärt GEGENBAUR aus Anpassungen, theils aus der mächtigen Entfaltung des Gehirns, theils aus der Beziehung zu den

am Kopf gelegenen Sinnesorganen, welche in Gruben und Höhlen des Primordialcranium aufgenommen werden.

Seit der Zeit, wo GEGENBAUR in scharfsinniger Weise seine Segmenttheorie des Schädels aufgestellt hat, ist eine tiefere Erkenntniss des Kopfskelets noch nach mehreren Richtungen, hauptsächlich durch die entwickelungsgeschichtliche Forschung, angebahnt worden.

Untersuchungen, welche ich am Hautskelet der Selachier, Ganoiden und Teleostier, sowie am Kopfskelet der Amphibien vornahm, lehrten, dass der Unterschied zwischen primordialen und Belegknochen noch ein viel grösserer ist, als man ursprünglich annahm. Denn wie aus ihrer Entwicklung hervorgeht, sind die Belegknochen ursprünglich dem Axen- und Kopfskelet ganz fremdartige Bildungen, entstanden an der Körperoberfläche, in der Haut und Schleimhaut. Sie sind Theile eines Hautskelets, welches bei niederen Wirbelthieren als Schuppenpanzer die Körperoberfläche schützt, Theile, welche sich mit den oberflächlich gelegenen Abschnitten des inneren primordialen Knorpelskelets in Verbindung gesetzt haben. Daher sind die Belegknochen bei niederen Wirbelthieren vielfach zahntragende Knochenplatten, welche aus Verschmelzung isolirter Zahnanlagen ihren Ursprung genommen haben, ein Verhältniss, welches sich aus vielfachen Gründen als das ursprüngliche auffassen lässt.

Eine weitere Errungenschaft von grosser Tragweite ist die Entdeckung der Ursegmente des Kopfes, welche wir BALFOUR, MILNES MARSHALL, GOETTE, WIJHE, FRORIEP verdanken.

Durch sie wurde eine wichtige Uebereinstimmung in der Entwicklung zwischen Kopf und Rumpf ermittelt. Auch in den Kopf dringen die beiden Leibessäcke hinein, auch hier zerfallen die beiden mittleren Keimblätter in einen dorsalen, der Chorda und dem Nervenrohr anliegenden Theil, welcher sich in 9 Paar Ursegmente gliedert, und in einen ventralen Abschnitt.

Der Kopf ist daher in derselben Weise wie der Rumpf segmentirt, schon zu einer Zeit, wo von der Anlage einer Wirbelsäule oder eines Kopfskelets noch nicht die ersten Spuren vorhanden sind.

Drittens ist wichtig der Einblick in die Entwicklung der Hirnnerven. (BALFOUR, MARSHALL, WIJHE etc.) Es ergab sich eine Uebereinstimmung mit der Entwicklung der Rückenmarksnerven, insofern einige Hirnnerven sich dorsalwärts aus einer Nervenleiste wie die sensibeln Rückenmarkswurzeln anlegen, andere ventralwärts aus den Hirnblasen wie vordere Wurzeln hervorwachsen.

Endlich möchte ich noch als einen Fortschritt, welcher auch für das Kopfskelet nicht ohne Belang ist, die veränderte Auffassung anführen, welche wir uns auf Grund der Entwicklungsgeschichte von der Bedeutung der Ursegmente haben bilden müssen.

Wie schon von mehreren Seiten ausgesprochen, aber in diesem Lehrbuch wohl zum ersten Mal am schärfsten durchgeführt worden ist, sind die Ursegmente die eigentlichen Anlagen der Körpermusculatur. Die erste Segmentirung des Wirbelthierkörpers betrifft die Leibessäcke und die aus ihnen entstehenden Muskelanlagen. Die Ursegmentbildung steht mit der Entwicklung und Gliederung der Wirbelsäule nur in einem entfernten, indirecten Zusammenhang. Nachdem schon lange Zeit Muskelsegmente bestehen, kommt es erst auf einem

verhältnissmässig späten Entwicklungsstadium zur Anlage einer gegliederten Wirbelsäule. Diese aber entsteht aus einer ungegliederten bindegewebigen Grundlage durch histologische Metamorphose in Folge des Auftretens von Verknorpelungsprocessen.

Alle hier nur kurz berührten Verhältnisse sind von weittragender Bedeutung für die Frage nach der Stellung des Kopf- und Rumpfskelets zu einander. Denn wie Gegenbaur mit Recht hervorhebt, hat sich seit der von ihm begründeten Segmenttheorie „die Wirbeltheorie des Schädels immer mehr zu einem Problem der Phylogenese des gesammten Kopfes gestaltet".

Meine Anschauungen hierüber möchte ich noch in kurzen Zügen im Zusammenhang darlegen:

Theorie über das Verhältniss des Kopfes und seines Skelets zum Rumpfskelet.

Die Gliederung des Wirbelthierkörpers nimmt ihren Ausgang von den Wandungen der primären Leibessäcke, deren dorsaler an die Chorda und das Nervenrohr angrenzender Abschnitt durch Faltenbildung in hintereinander gelegene Säckchen, die Ursegmente, zerfällt.

Da sich aus der Wand der Ursegmente die willkürliche Musculatur entwickelt, so stellt sie das am frühzeitigsten segmentirte Organsystem der Wirbelthiere dar.

Die „Myomerie" ist nun wohl die directe Ursache einer segmentalen Anordnung der peripheren Nervenbahnen, indem die zu einem Segment gehörenden Bewegungsnerven sich zu einer vordern Wurzel an ihrem Austritt aus dem Rückenmark vereinigen, und ebenso die Empfindungsnerven, die von einer entsprechenden Hautstrecke herkommen, zusammen eine sensible Wurzel darstellen.

Zur Zeit, wo sich die Segmentirung der Musculatur und der peripheren Nervenbahnen schon ausgebildet hat, ist das Skelet noch ungegliedert; denn es wird nur dargestellt durch die Chorda dorsalis. Das weiche Mesenchym, welches die Chorda und das Nervenrohr einhüllt und der Mutterboden für das später in die Erscheinung tretende gegliederte Axenskelet wird, ist noch eine zusammenhängende Füllmasse.

In dieser Zeit ist die Sonderung von Kopf und Rumpf schon erfolgt. Sie wird erstens dadurch herbeigeführt, dass sich am vordersten Abschnitt des Körpers die höheren Sinnesorgane anlegen, zweitens dadurch, dass sich das Nervenrohr zu den ansehnlichen Hirnblasen ausweitet, drittens dadurch, dass die Wandungen des Kopfdarms von regelmässigen Schlundspalten durchbohrt werden und so ebenfalls eine Art von Segmentirung (die Branchiomerie) erfahren.

Der sich in dieser Weise zum Kopf umwandelnde Abschnitt des Körpers ist von Anfang an gegliedert und baut sich, wie die Selachier lehren, zum mindesten aus 9 Ursegmenten auf.

Die Entwicklung von Schlundspalten hat noch weitere Verschiedenheiten zwischen Kopf und Rumpf zur Folge. Der vorderste Theil der Leibeshöhle wird durch das Auftreten der Schlundspalten in mehrere hintereinander gelegene Kopfhöhlen zerlegt. Indem diese ihren Hohlraum verlieren, hat sich am Kopf eine

der Brust- und Bauchhöhle entsprechende Einrichtung zurückgebildet. Ferner entwickeln sich aus den Wandzellen der Kopfhöhlen ansehnliche quergestreifte Muskelmassen zur Bewegung und Verengerung der einzelnen Abschnitte des Kiemendarms, während am Rumpf die willkürliche Musculatur nur von den Ursegmenten abstammt. Diese breiten sich am Rumpf sowohl dorsalwärts über das Nervenrohr als auch ventral in die Brust- und Bauchwand aus, während sie am Kopf auf einen kleinen Raum beschränkt bleiben und keine reichere Entwicklung erfahren.

Nachdem so Kopf und Rumpf schon in hohem Grade verschiedenartig geworden sind, beginnt sich erst das knorpelige Axenskelet anzulegen.

Dasselbe ist mithin eine Einrichtung von verhältnissmässig jungem Ursprung, wie sie denn auch nur dem Stamm der Wirbelthiere eigenthümlich ist und hierselbst ihrem einfachsten Vertreter, dem Amphioxus lanceolatus, noch fehlt.

Das knorpelige Axenskelet entwickelt sich von vornherein in den beiden Hauptabschnitten des Körpers zum Theil in gleichartiger, zum Theil in ungleichartiger Weise.

Gleichartig ist die Entwicklung, insofern der Verknorpelungsprocess am Kopf und Rumpf im perichordalen Bindegewebe beginnt, sich dann von oben und unten um die Chorda erstreckt und sie einscheidet und schliesslich sich noch auf die Bindegewebsschicht fortsetzt, welche das Nervenrohr umhüllt.

Die Ungleichartigkeit dagegen spricht sich in der eintretenden oder ausbleibenden Segmentirung aus. Am Rumpf entsteht unter dem Einfluss der Musculatur eine Gliederung des knorpeligen Axenskelets, indem feste Wirbelstücke mit bindegewebig bleibenden Zwischenwirbelbändern abwechseln. Am Kopf entwickelt sich gleich eine zusammenhängende Knorpelkapsel um die Hirnblasen. Die Gliederung, welche sich hier in anderen Organsystemen, in dem Auftreten der Ursegmente und in der Anordnung der Hirnnerven ausprägt, hat keine Gliederung des zu ihnen gehörigen Axenskelets zur Folge. Bei keinem Wirbelthier ist im Laufe seiner Entwicklung eine wechselnde Folge von Knorpelstücken und bindegewebigen Zwischenscheiben als erste Anlage des Primordialcranium beobachtet worden. Eine solche aber als ursprünglicheren Zustand vorauszusetzen scheint keine Veranlassung vorzuliegen. Lassen sich doch in der geringen Entwicklung der aus den Ursegmenten des Kopfes hervorgehenden Muskeln, in der voluminösen Entfaltung des Gehirns und der Sinnesorgane Faktoren erblicken, welche den Kopf schon früh zu einem minder beweglichen Abschnitt als den Rumpf gemacht haben. Damit aber kommt für den Kopf die Ursache, welche am Rumpf die Segmentirung des Axenskelets nothwendig gemacht hat, in Wegfall.

In den letzten Jahren ist von mehreren Seiten (Rosenberg, Stöhr, Froriep) die Ansicht ausgesprochen worden, dass in einigen Wirbelthierklassen die Occipitalregion des Primordialcranium einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion erfahre und so gleichsam „in stetem caudalen Vorrücken begriffen sei.“ Ich lasse dahingestellt, in wie weit dies zutrifft. Gegenbaur bekämpft die Deutung von Stöhr, beschreibt aber für die Knochenfische eine ziemlich häufig erfolgende Verschmelzung der Schädelkapsel mit Wirbeln. Nur das

Eine möchte ich hervorheben, dass die von mir vorgetragene Auffassung von der ersten unsegmentirten Anlage des Primordialcranium mit der Ansicht, nach welcher sich von hinten Wirbelsegmente noch später neu hinzufügen, nicht unvereinbar ist.

Ausser der Gliederung in Wirbel spricht sich eine Segmentirung des Axenskelets noch in dem Auftreten von unteren Bogen aus, welche sich von vorn nach hinten in regelmässiger Folge wiederholen. Sie werden am Kopf als Schlundbogen, am Rumpf als Rippen bezeichnet.

Auch die Lage dieser Skelettheile steht in Abhängigkeit zu den ersten Segmentirungen, von welchen der Organismus der Wirbelthiere betroffen wurde. Denn die Rippen entwickeln sich zwischen den Muskelsegmenten durch Verknorpelungsprocesse in den sie trennenden Bindegewebsblättern, den Zwischenmuskelbändern; die Schlundbogen aber stehen in Abhängigkeit zu den Schlundspalten, durch welche die ventrale Kopfgegend in eine Summe auf einander folgender Segmente zerlegt worden ist.

Aus dem Bestehen von Rippen und Schlundbogen lässt sich nicht folgern, dass die dazu gehörige Skeletaxe gleichfalls segmentirt gewesen sein müsse. Sie sind nur ein Zeichen für die Segmentirung der Körperregion, zu welcher sie hinzugehören.

Dass bei den ausgebildeten Wirbelthieren die embryonal vorhandene Segmentirung des Kopfes mehr oder minder verloren geht, hängt besonders von zwei Momenten ab. Erstens entwickeln sich die Ursegmente nur wenig, liefern unbedeutende Muskeln, bilden sich zum Theil ganz zurück, zweitens wird das Visceralskelet von tief eingreifenden Metamorphosen betroffen. Namentlich bei den höheren Wirbelthieren erfährt es solche Rück- und Umbildungen, dass schliesslich nichts mehr von der ursprünglich segmentirten Anordnung seiner Theile (Kiefergaumenapparat, Gehörknöchelchen, Zungenbein) zu Tage tritt.

B. Die Entwicklung des Extremitätenskelets.

Der Besprechung des Extremitätenskelets mögen einige Worte über die Anlage der Gliedmaassen selbst vorausgehen. Dieselben erscheinen zuerst vorn und hinten zur Seite des Rumpfes als kleine Höckerchen (Fig. 304). Dass dieselben hier mehr der ventralen als der dorsalen Fläche des Körpers angehören, geht daraus hervor, dass sie von den ventralen Aesten der Rückenmarksnerven innervirt werden.

Ferner scheinen die Gliedmaassen zu einer grösseren Anzahl von Rumpfsegmenten zu gehören. Es lässt sich dies sowohl aus der Art der Nervenvertheilung, als auch aus der Abstammung ihrer Muskulatur erschliessen. Denn vordere und hintere Gliedmaassen beziehen ihre Nerven immer von einer grösseren Anzahl von Spinalnerven. Die Muskeln aber stammen aus derselben Quelle wie die ganze Rumpfmusculatur, nämlich von den Ursegmenten ab.

Bei den Säugethieren und dem Menschen hat man die Abstammung der Musculatur noch nicht feststellen können. Denn die Gliedmaassenhöcker bestehen aus einer Masse dicht gedrängter kleiner Zellen, von denen man nicht angeben kann, was dem Mesenchym des Körpers, der Musculatur oder den Nerven angehört. Dagegen liegen die Verhältnisse bei niederen Wirbelthieren viel günstiger.

Bei Selachiern enthalten die Flossen, welche den Gliedmaassen der höheren Wirbelthiere entsprechen, wenn sie sich als kleine Platten anlegen, schon deutlich erkennbares, embryonales Gallertgewebe, das nach

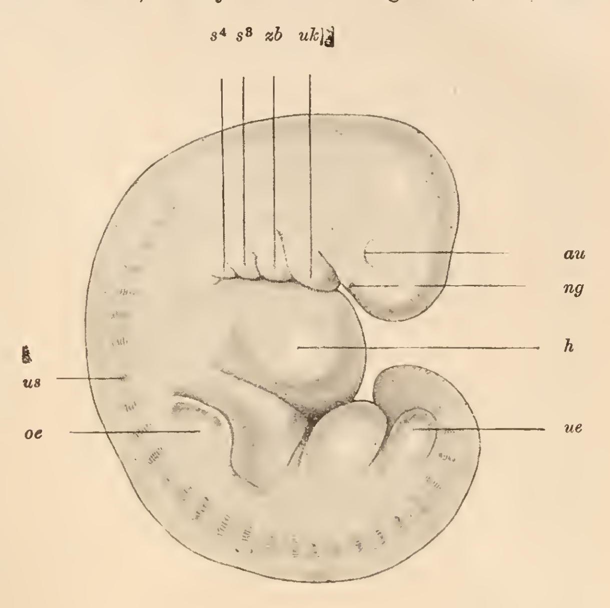


Fig. 304. Sehr junger menschlicher Embryo aus der vierten Woche von 4 mm Nackensteisslänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin 8 Stunden nach ihrem Tode entnommen. Nach Rabl.

au Auge; *ng* Nasengrube; *uk* Unterkiefer; *zb* Zungenbeinbogen; s^3, s^4 dritter, vierter Schlundbogen; *h* durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand; *us* Grenze zweier Ursegmente; *oe*, *ue* obere, untere Extremität.

aussen von der Epidermis überzogen wird. Wie nun durch die wichtige Entdeckung von Dohrn festgestellt ist, wachsen von einer grösseren Anzahl von Ursegmenten je zwei Knospen in das Gallertgewebe der Flosse hinein, lösen sich dann von ihrem Mutterboden ab und theilen sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, die Anlage der Streck- und der Beugemusculatur. Jede Flosse enthält mithin eine Reihe hintereinander gelegener segmental entstandener Muskelanlagen, eine Thatsache, welche noch bei manchen anderen Fragen, welche den Ursprung der Gliedmaassen betreffen, in's Gewicht fällt.

Beim Menschen nimmt die Anlage der Gliedmaassen in der fünften Woche schon eine bestimmtere Gestalt an. Der Höcker hat sich vergrössert und in zwei Stücke gegliedert, von denen das distale zu Hand und Fuss wird. Auch beginnt an der vorderen Extremität bereits die Hand an ihrem vorderen Rand Einkerbungen zu erhalten, durch welche sich die ersten Rudimente der Finger markiren. In der sechsten Woche sind die drei Hauptabschnitte der Gliedmaassen zu erkennen, indem sich noch das proximale Stück durch eine Querfurche in Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel gesondert hat. Auch sind jetzt am Fuss die Zehen durch Einschnürungen, aber weniger deutlich wie an der Hand angedeutet.

In der siebenten Woche bemerkt man an den Spitzen der Finger krallenartige, aus Epidermiszellen bestehende Ansätze, die Urnägel. „An der Hand fällt auf diesem Stadium", wie Hensen bemerkt, „die Aehnlichkeit mit der von der Sohle aus betrachteten Vorderextremität eines Carnivoren auf, die Polster sind bei zehenartiger Kürze und Dicke der Finger stark entwickelt."

Bei ihrer Vergrösserung legen sich die Gliedmaassen der Bauchfläche des Embryo an und sind dabei schräg von vorn nach hinten gerichtet, und zwar die vorderen Gliedmaassen mehr als die hinteren. Bei beiden liegt ursprünglich die spätere Streckseite dorsal, die Beugeseite ventral. Sowohl der radiale wie der tibiale Rand mit dem Daumen und der grossen Zehe sind kopfwärts und der fünfte Finger und die fünfte Zehe sind schwanzwärts gewandt.

Hieraus, sowie aus der Annahme, dass die Gliedmaassen mehreren Rumpfsegmenten angehören, erklären sich einige Verhältnisse in der Vertheilung der Nerven der oberen Extremität. Es wird nämlich am Arm „die radiale Seite von Nerven versorgt (Axillaris, Musculocutaneus), deren Fasern auf den fünften bis siebenten Cervicalnerven zurückzuführen sind. An der ulnaren Seite finden wir dagegen Nerven (Nervus cutaneus medialis, medius und ulnaris), deren Entstehung aus dem unteren, secundären Stamme des Plexus ihre Abstammung aus dem achten Hals- und ersten Dorsalnerven unschwer erkennen lässt.“ (Schwalbe).

Im weiteren Fortgang der Entwicklung verändern die beiden Gliedmaassen ihre Ausgangsstellung, und zwar die vordere in höherem Grade als die hintere, indem sie sich um ihre Längsaxe in entgegengesetzter Richtung drehen. Auf diese Weise kommt am Oberarm die Streckseite nach hinten, am Oberschenkel nach vorn zu liegen, Radius und Daumen sind jetzt lateralwärts, Tibia und grosse Zehe medianwärts gelagert. Diese Lageveränderungen durch Drehung sind bei Bestimmung der Homologieen von vorderer und hinterer Extremität naturgemäss in Rechnung zu bringen, so dass Radius und Tibia, Ulna und Fibula einander entsprechen.

In der ursprünglich gleichmässigen Zellenmasse setzen sich allmählich Skelet- und Muskelanlagen schärfer von einander ab, indem die Zellen einen bestimmteren histologischen Charakter gewinnen. Hierbei ist folgende Erscheinung zu beobachten:

Die Theile des Extremitätenskelets werden nicht alle gleichzeitig angelegt, sondern halten eine bestimmte Reihenfolge ein, etwa in der Weise, wie bei der Entwicklung des Axenskelets der Gliederungsprocess vorn beginnend nach rückwärts fortschreitet. So bilden sich an den Gliedmaassen die proximal, d. h. dem Rumpfe näher gelegenen Skeletstücke früher aus, als die distal oder entfernter gelegenen.

Am auffälligsten tritt dies an den Fingern und Zehen hervor. Während die erste Phalanx sich schon vom umgebenden Gewebe bei Embryonen der fünften und sechsten Woche abgesetzt hat, ist die zweite und dritte noch nicht zu erkennen, das Ende der Finger- und Zehenanlagen wird noch von einer kleinzelligen, in Wucherung begriffenen Masse dargestellt. In dieser sondert sich hierauf die zweite, zuletzt die dritte Phalanx.

Ferner eilen die vorderen Gliedmaassen den hinteren in ihrer Ausbildung etwas voraus.

Bei der Entstehung des Extremitätenskelets sind ebenfalls wie bei der Wirbelsäule und dem Schädel drei verschiedene Stadien zu unterscheiden, ein Stadium der häutigen, der knorpeligen und der knöchernen Anlage.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wende ich mich zur genaueren Darstellung des Schulter- und Beckengürtels, alsdann des

Skelets der über die Rumpfoberfläche hervorstehenden, freien Gliedmaassen und der Gelenkbildung.

a) Schulter- und Beckengürtel.

Die beiden Extremitätengürtel bestehen aus je einem Paar von gebogenen Knorpelstücken, die unter der Hautdecke in die Rumpfmuskeln eingebettet sind und etwa in ihrer Mitte eine Gelenkfläche zur Aufnahme des Skelets der freien Extremität tragen. Hierdurch zerfällt jeder Knorpel in eine dorsale, der Wirbelsäule genäherte und in eine ventrale Hälfte. Die erstere ist bei den Säugethieren und dem Menschen zu einem breiten schaufelförmigen Stück umgestaltet, die ventrale Hälfte dagegen, welche entweder nahe oder bis zur Medianebene heranreicht, ist in zwei auseinander weichende Fortsätze, einen vorderen und einen hinteren, gesondert. Die so unterscheidbaren Knorpelstücke verknöchern von besonderen Kernen aus und gewinnen hierdurch noch einen höheren Grad von Selbständigkeit.

Das Schulterblatt ist anfangs ein platter Knorpel, von ähnlicher Gestalt wie beim Erwachsenen, nur dass die Basis scapulae weniger entwickelt ist. Im dritten Monat beginnt die Verknöcherung vom Collum scapulae aus. Doch bleiben noch lange Zeit die Ränder, die Schultergräte und das Acromion knorpelig, was sie zum Theil auch noch beim Neugeborenen sind. In ihnen entstehen hier und da noch accessorische Kerne im Kindesalter.

Vom Gelenktheil des Schulterblattes geht ventralwärts ein knorpeliger Fortsatz aus, der beim Menschen kurz, bei anderen Wirbelthieren aber von beträchtlicher Grösse ist und dann bis zum Brustbein heranreicht. Er entspricht der hinteren der oben erwähnten Spangen, in welche sich der ventrale Theil des Knorpelbogens gesondert hat, und ist als Os coracoideum in der vergleichenden Anatomie bekannt. Beim Menschen ist er nur kümmerlich entwickelt. Seine grössere Selbständigkeit giebt sich aber noch darin zu erkennen, dass er im ersten Lebensjahre einen eigenen Knochenkern erhält. Es entsteht ein kleines Knochenstückchen (Os coracoideum), welches bis zum 17. Jahre durch einen Knorpelstreifen mit dem Schulterblatt verbunden ist und sich daher ablösen lässt. Später vereinigt es sich mit ihm durch Knochenmasse und stellt den Rabenschnabelfortsatz dar. Noch später erfolgt die Verschmelzung der oben erwähnten Nebenkerne, welchen eine grössere morphologische Bedeutung nicht beizulegen ist.

Ueber die Stellung, welche das Schlüsselbein am Schultergürtel einnimmt, gehen die Ansichten nach zwei Richtungen auseinander. Nach Götte und Hoffmann gehört dasselbe zu den primordialen, knorpelig vorgebildeten Skelettheilen und entspricht der vorderen ventralen Spange, welche die Urform des Schultergürtels besessen hat. Nach Gegenbaur ist es ein Belegknochen, der mit dem knorpeligen Skelet in ähnlicher Weise, wie am Schädel die Belegknochen mit dem Primordialcranium, in Verbindung getreten ist.

Zu dieser verschiedenen Auffassung hat die eigenthümliche Entwicklungsweise des Schlüsselbeins die Veranlassung gegeben. Es ist der erste Knochen, der beim Menschen und zwar schon in der siebenten Woche gebildet wird. Wie Gegenbaur zuerst gefunden hat, entwickelt sich das erste Knochenstück aus einem völlig indifferenten Gewebe. Dann setzen sich an beiden Enden Knorpelmassen an, die weicher und mit weniger Zwischensubstanz versehen sind als die gewöhnlichen em-

bryonalen Knorpel. Sie dienen, wie bei den anderen knorpelig vorgebildeten Knochen, dem Längenwachsthum des Schlüsselbeins nach beiden Enden hin. Auch entwickelt sich im sternalen Ende, wie Kölliker erwähnt, eine Art Epiphysenkern zwischen dem 15. bis 20. Lebensjahre und verschmilzt bis zum 25. Jahre mit dem Hauptstück.

Der Beckengürtel lässt auch beim Menschen und bei den Säugethieren die ursprünglichen Verhältnisse noch am getreuesten erkennen. Er besteht in seiner ersten Anlage aus einem linken und einem rechten Hüftbeinknorpel, die ventralwärts in der Symphyse durch Bindegewebe vereinigt werden und in ihrer Mitte die Gelenkpfannen tragen. Jeder von ihnen lässt einen dorsal von der Pfanne gelegenen, verbreiterten Theil, welcher sich mit dem Sacralabschnitt der Wirbelsäule verbindet, den Darmbeinknorpel, unterscheiden, sowie zwei ventrale in der Symphyse zusammenstossende Knorpelspangen, Scham- und Sitzbein, welche das Hüftbeinloch (Foramen obturatorium) umschliessen.

Vom Schambeinknorpel berichtet Rosenberg, dass er zuerst selbständig angelegt werde, aber sehr bald mit den anderen Knorpeln in der Pfanne verschmelze.

Die Verknöcherung beginnt am Ende des dritten Monats von drei Stellen aus, und so bildet sich ein knöchernes Darm-, Scham- und Sitzbein auf Kosten des Knorpels, der aber noch zur Zeit der Geburt in ansehnlichen Resten vorhanden ist. Denn noch ist knorpelig der ganze Darmbeinkamm, der Rand und Grund der Pfanne, die ganze Strecke vom Sitzbeinhöcker zum Schambeinhöcker.

Nach der Geburt schreitet das Wachsthum der drei Knochenstücke nach der Pfanne vor, wo sie unter einander zusammentreffen, aber noch bis zur Pubertät durch Knorpelstreifen, welche eine dreistrahlige Figur zusammen bilden, getrennt bleiben. Im achten Lebensjahre etwa verschmelzen Scham- und Sitzbein mit ihrem ab- und aufsteigenden Ast unter einander, so dass jetzt jedes Hüftbein aus zwei durch Knorpelgewebe in der Pfanne vereinigten Stücken, dem Darm- und einem Schamsitzbein besteht. Diese vereinigen sich zu einem Stück erst zur Zeit der Pubertät.

Wie am Schulter- kommen auch am Beckengürtel Nebenkerne vor, von denen einer, der zuweilen im Knorpel der Pfanne auftritt, der wichtigste ist und als Os acetabuli beschrieben wird. Andere entstehen im knorpeligen Darmbeinkamm und in den Spinae und Tubercula und im Tuber ischii. Sie gesellen sich zum Hauptknochen erst am Ende der Wachsthumsperiode hinzu.

b) Skelet der freien Extremität.

Alle Skelettheile von Hand, Ober- und Unterarm, ebenso von Fuss, Ober- und Unterschenkel sind ursprünglich solide, hyaline Knorpelstücke, welche im Grossen und Ganzen ziemlich frühzeitig die äusseren Formen der später an ihre Stelle tretenden Knochen gewinnen. Gegen ihre Umgebung sind sie durch eine besondere faserige Bindegewebsschicht, die Knorpeloberhaut oder das Perichondrium abgegrenzt.

Vom Anfang des dritten Monats beginnt an den grösseren Skeletstücken der Verknöcherungsprocess, bei welchem in ähnlicher Weise wie an der Wirbelsäule das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird. Hierbei treten mehrere allgemeine gesetzmässige Erscheinungen hervor, auf welche ich noch näher eingehen will, ohne indessen dabei die complicirten histologischen Vorgänge zu berücksichtigen, über welche Lehrbücher der Gewebelehre Auskunft geben.

Der Verknöcherungsprocess gestaltet sich äusserlich etwas verschieden, je nachdem die Knorpel klein und in den verschiedenen Dimensionen mehr gleichmässig entwickelt sind, wie an der Hand- und der Fusswurzel, oder sich mehr in die Länge gestreckt haben.

Im ersten Fall ist der Hergang ein einfacherer. Von der Knorpeloberhaut her wachsen bindegewebige zellenreiche Sprossen mit Gefässen in den Knorpel hinein, lösen die Grundsubstanz auf und vereinigen sich in dem Centrum untereinander. Es entsteht ein Netzwerk von Markräumen, in deren Umgebung es zu einer Ablagerung von Kalksalzen (einer provisorischen Verkalkung) kommt. Die Markräume dehnen sich mehr und mehr durch Zerstörung von Knorpelsubstanz aus. Dann werden von den oberflächlich gelegenen Markzellen Knochenlamellen, die sich nach und nach verdicken, abgeschieden. Der so entstandene Knochenkern vergrössert sich langsam, bis schliesslich der Knorpel fast ganz verdrängt und von ihm nur noch eine dünne Schicht als Ueberzug an der Oberfläche übrig geblieben ist.

Die Verknöcherung der Hand- und Fusswurzelknochen ist somit eine rein endochondrale und geht gewöhnlich von einem, zuweilen auch von zwei Knochenkernen aus. Sie beginnt erst sehr spät, in den ersten Jahren nach der Geburt. Eine Ausnahme machen nur am Fuss der Calcaneus und Talus, welche im 6. und 7. Monat einen Knochenkern erhalten, und das Cuboid, das kurz vor der Geburt zu ossificiren beginnt. Bei den übrigen findet die Verknöcherung nach der Geburt, wie Kölliker angibt, in folgender Reihenfolge statt.

I. An der Hand. 1) Capitatum und Hamatum (1. Jahr). 2) Triquetrum (3. Jahr). 3) Multangulum majus und Lunatum (5. Jahr). 4) Naviculare und Multangulum minus (6.—8. Jahr). 5) Pisiforme (12. Jahr).

II. Am Fuss. 1) Naviculare (1. Jahr). 2) Cuneiforme I und II (3. Jahr). 3) Cuneiforme III (4. Jahr).

Ueber die knorpelige Anlage eines besonderen Centrale carpi, welches sich als getrenntes Handwurzelelement später gewöhnlich nicht erhält (Rosenberg), sowie über ein besonderes Intermedium Tarsi oder Trigonum (Bardeleben) vergleiche man die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie.

In einer complicirteren Weise vollzieht sich der Verknöcherungsprocess an den langen Knorpeln, an denen er auch viel früher, meist schon vom dritten embryonalen Monat an beginnt. Der Hergang ist ein ziemlich typischer.

Zuerst findet eine perichondrale Verknöcherung in der Mitte der einzelnen Knorpel des Humerus oder des Femur, der Tibia und der Fibula oder des Radius und der Ulna statt. Von der Knorpeloberhaut wird anstatt knorpeliger Grundsubstanz Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aufgelagert, so dass er in seiner Mitte von einem immer dicker werdenden Knochencylinder eingescheidet wird.

Das Weiterwachsthum des so aus 2 Geweben zusammengesetzten Skeletstückes geht in einer doppelten Weise vor sich, erstens durch Wucherung des Knorpels und zweitens durch Vermehrung der Knochensubstanz.

Das Knorpelgewebe vermehrt sich an den beiden Enden des Skeletstücks und trägt zur Verlängerung und Verdickung derselben bei. In der Mitte dagegen, wo es von einem Knochencylinder eingehüllt ist, bleibt

es im Wachsthum stehen. Hier findet dagegen fortwährend eine Auflagerung neuer Knochenlamellen auf die bereits gebildeten von der ursprünglichen Knorpeloberhaut oder, wie man jetzt richtiger sagt, von der Knochenoberhaut statt. Hierbei dehnen sich die später abgelagerten Lamellen immer weiter nach den beiden Enden des Skeletstücks aus; es werden immer neue Knorpelbezirke vom Knochen eingescheidet und in ihrem Wachsthum gehemmt.

Die periostale Knochenscheide aber nimmt in Folge dessen die Form zweier mit ihren verjüngten Enden verbundener Trichter an.

Der den Trichter ausfüllende Knorpel erfährt hierauf eine allmähliche Um- und Rückbildung. Von der knöchernen Scheide aus wachsen Bindegewebszüge mit Blutgefässen in ihn hinein, lösen die Grundsubstanz auf und erzeugen grössere und kleinere Markräume. Indem dann an der Oberfläche derselben auch Knochengewebe auf die stehen gebliebenen Knorpelreste ausgeschieden wird, entwickelt sich eine spongiöse, knöcherne Substanz, welche die trichterförmigen Höhlen der periostal entstandenen compacten Knochenlamellen ausfüllt. Dieselbe ist übrigens auch nur eine vergängliche Bildung. Nach und nach wird sie von der Mitte des Skeletstücks aus wieder aufgelöst, wobei an ihre Stelle weiches, mit Blutgefässen reichlich versehenes Mark tritt. In der ursprünglich ganz compacten Knorpelanlage ist die grosse Markhöhle der Röhrenknochen entstanden.

Während dieser Vorgänge bleiben die beiden Enden immer noch knorpelig und dienen noch lange Zeit durch ihre Wucherung zum Längenwachsthum des Skeletstücks. Sie werden als die beiden Epiphysen bezeichnet, im Gegensatz zu dem zuerst verknöchernden Mittelstück, welches den Namen der Diaphyse erhalten hat. Letztere vergrössert sich auf Kosten des Epiphysenknorpels, indem sich der endochondrale Verknöcherungsprocess mit einer sich deutlich markirenden Verknöcherungslinie nach beiden Enden fortsetzt.

Eine neue Complication tritt in der Entwickluug der Röhrenknochen entweder kurze Zeit vor der Geburt oder in den ersten Lebensjahren ein. Es bilden sich dann nämlich in Mitte jeder Epiphyse besondere Verknöcherungscentren, die sogenannten Epiphysenkerne aus, indem in der schon früher beschriebenen Weise blutgefässführende Kanäle von der Knorpeloberhaut entstehen und sich zu grösseren Markräumen verbinden, an deren Oberfläche dann Knochengewebe ausgeschieden wird.

Durch langsam fortschreitende, auf Jahre sich erstreckende Vergrösserung der Knochenkerne wird der Epiphysenknorpel nach und nach in eine spongiöse Knochenscheibe umgewandelt und schliesslich bis auf geringe Reste zerstört. Einmal erhält sich eine nur wenige Millimeter dicke Schicht als Ueberzug an der freien Oberfläche und stellt den „Gelenkknorpel“ dar. Zweitens bleibt eine dünne Knorpelschicht lange Zeit zwischen dem zuerst entstandenen knöchernen Mittelstück und den knöchernen scheibenförmigen Epiphysen bestehen. Sie dient dem Längenwachsthum des Skeletstücks. Der Knorpel nämlich vermehrt sich durch Wucherung seiner Zellen in energischer Weise und wird in demselben Maasse immer wieder neu ersetzt, wie er an seinen beiden Endflächen durch endochondrale Verknöcherung zerstört wird; denn auf seine Kosten wächst sowohl die knöcherne Epiphyse als auch, und zwar in viel bedeutenderem Maasse, die sich rascher vergrössernde Diaphyse.

So kommt es, dass man Röhrenknochen, deren Wachsthum noch nicht abgeschlossen ist, in drei Knochenstücke zerlegen kann, wenn man die organischen Theile durch Fäulniss zerstört. Eine Verschmelzung zu einem einzigen Knochenstück erfolgt erst, wenn zur Zeit der Geschlechtsreife das Längenwachsthum des Körpers beendet ist. Dann werden die dünnen Knorpellamellen zwischen der Diaphyse und ihren beiden Epiphysen zerstört und in verbindende Knochensubstanz umgewandelt. Von dieser Zeit an ist dann eine Vergrösserung des Knochens in der Länge nicht mehr möglich.

Ausser den drei eben beschriebenen typischen und hauptsächlichen Centren, von denen die Verknöcherung der knorpeligen Anlage eines Röhrenknochens ausgeht, legen sich in vielen Fällen noch kleinere Verknöcherungscentren von einer mehr untergeordneten Bedeutung an, welche man als accessorische Knochenkerne oder als Nebenkerne bezeichnet. Sie entstehen immer erst in späteren Jahren, wenn die Epiphysen schon weit entwickelt und zuweilen mit der Diaphyse in Verschmelzung begriffen sind. Sie treten dann an solchen Stellen auf, an denen die knorpelige Anlage Höcker und Vorsprünge besitzt, wie in den Tubercula des Oberarms, in den Trochanteren des Femur, den Epicondyli u. s. w. Sie dienen zur Umwandlung derselben in Knochenmasse und verschmelzen gewöhnlich am spätesten mit dem Hauptknochen.

Nach dieser allgemeinen Darstellung lasse ich noch einige besondere Angaben über das Auftreten und die Zahl der wichtigeren Knochenkerne in den Anlagen der einzelnen Röhrenknochen folgen, worüber die ausführlichen Untersuchungen von Schwegel vorliegen.

1) Das Oberarmbein verknöchert in der Diaphyse in der achten Woche. Epiphysenkerne bilden sich erst nach der Geburt am Ende des ersten oder Anfang des zweiten Lebensjahres. Im zweiten Jahre treten Nebenkerne im Tuberculum maius und minus, vom fünften an in den Epicondylen hinzu.

2) Radius und Ulna verknöchern in der Diaphyse ebenfalls von der achten Woche an. Epiphysenkerne erscheinen erst vom zweiten bis fünften Lebensjahr an. Nebenkerne werden ziemlich spät in den Griffelfortsätzen beobachtet.

3) Die Metacarpalia verknöchern von der neunten Woche an, doch so, dass nur eine knorpelige Epiphyse und zwar (mit Ausnahme des Metacarpale des Daumens) am distalen Ende entsteht. Diese erhält im dritten Lebensjahre einen eigenen Knochenkern.

4) Die Verknöcherung in den Phalangen beginnt zu derselben Zeit wie in den Metacarpalia.

5) Der Oberschenkel verknöchert von der siebenten Woche an. Geringe Zeit vor der Geburt legt sich in der distalen Epiphyse ein Knochenkern an, welcher mit zu den Zeichen, dass ein Kind ausgetragen ist, gehört und daher für forensische Zwecke eine gewisse Bedeutung besitzt. Nach der Geburt tritt bald ein Epiphysenkern im Kopf auf. Nebenkerne bilden sich im fünften Lebensjahre im Trochanter maior, im dreizehnten bis vierzehnten im Trochanter minor.

6) Tibia und Fibula erhalten ihre Epiphysenkerne nach der Geburt zuerst am proximalen, dann am distalen Ende im ersten und dritten Le-

bensjahre, und zwar so, dass die Verknöcherungen in der Fibula etwa um ein Jahr später als in der Tibia erfolgen. GEGENBAUR sieht hierin eine Unterordnung der functionellen Bedeutung der Fibula im Vergleiche zur Tibia ausgedrückt.

7) Die Kniescheibe verknöchert vom dritten Jahre an.

8) Für die Metatarsalia und die Zehenphalangen gilt im Allgemeinen das für die entsprechenden Theile der Hand Gesagte.

c. Entwicklung der Gelenke.

Da sich die einzelnen Knorpelstücke des Körpers in den Bindegewebsschichten durch histologische Metamorphose anlegen, so werden sie ursprünglich unter einander durch Reste des Muttergewebes verbunden. Dieses nimmt gewöhnlich eine mehr derbfaserige Beschaffenheit an und gestaltet sich so zu einem besonderen Bande.

Eine derartige Vereinigung der einzelnen Skelettheile ist bei niederen Wirbelthieren, wie bei den Haien, die vorherrschende. Bei den höheren Wirbelthieren und dem Menschen erhält sie sich nur an manchen Orten, wie an der Wirbelsäule, in welcher die einzelnen Wirbelkörper durch bindegewebige Zwischenwirbelscheiben zusammenhängen. An solchen Stellen dagegen, an welchen die aufeinander stossenden Skelettheile einen höheren Grad von Beweglichkeit zu einander gewinnen, tritt an Stelle der einfacheren, bindegewebigen Vereinigung die complicirtere Gelenkverbindung.

Bei der Entwicklung der Gelenke sind folgende allgemeine Erscheinungen zu beobachten:

Junge Knorpelanlagen, wie z. B. vom Ober- und Unterschenkel, sind auf frühen Stadien an den Stellen, wo sich später die Gelenkhöhle ausbildet, durch ein sehr zellenreiches Zwischengewebe getrennt (Zwischenscheibe von HENKE und REIHER). Dasselbe verliert später an Ausdehnung, indem auf seine Kosten die Knorpel an ihren Enden wachsen. In vielen Fällen schwindet es vollständig, so dass dann die Endflächen der betreffenden Skelettheile sich unmittelbar eine Strecke weit berühren.

Jetzt hat sich auch schon die specifische Krümmung der Gelenkflächen mehr oder minder gut ausgebildet. Es ist dies zu einer Zeit geschehen, wo eine Gelenkhöhle noch nicht vorhanden ist, und wo auch Bewegungen der Skelettheile nicht ausgeführt werden können, da die Muskeln nicht functionsfähig sind.

Hieraus folgt, dass während des embryonalen Lebens die Gelenkflächen ihre specifische Form nicht unter dem Einfluss der Muskelthätigkeit gewinnen können, und dass sie sich nicht gleichsam durch Abschleifung und Anpassung an einander in Folge bestimmter wiederkehrender Verschiebungen auf einfach mechanischem Wege bilden, wie von manchen Seiten angenommen worden ist. *Die frühzeitig eintretende typische Gestaltung der Gelenke erscheint daher als eine ererbte.* Nur für Veränderungen auf späteren Stadien kann die Muskelthätigkeit in Frage kommen und wird dieselbe auf die weitere Ausbildung und Formung der Gelenkflächen nicht ohne Einfluss sein.

Wenn nach Schwund des Zwischengewebes die Endflächen der sich entwickelnden Knorpel in unmittelbare Berührung kommen, tritt zwischen ihnen ein schmaler Spalt auf, als erste Anlage der Gelenkhöhle. Er wird unmittelbar vom hyalinen Gelenkknorpel begrenzt, der in seinem

Bereich keine besondere Knorpeloberhaut besitzt. Gegen das umgebende Bindegewebe findet hierauf allmählich eine schärfere Abgrenzung der Gelenkhöhle statt, indem sich von einem Knorpel zum anderen eine festere Bindegewebsschicht entwickelt und zum Kapselband wird, und andere Faserzüge sich zu einzelnen straffen Gelenkbändern formen.

Etwas abweichend gestaltet sich der Entwicklungsprocess, wenn die Gelenkflächen einander nicht gleichen. In diesen Fällen können sich die Enden der Knorpel nicht in der oben beschriebenen Weise unmittelbar berühren; sie bleiben jetzt durch mehr oder minder bedeutende Reste des zellenreichen Zwischengewebes getrennt, welches alsdann immer mehr eine derbfaserige Beschaffenheit annimmt.

Wenn das Zwischengewebe in ganzer Ausdehnung erhalten bleibt, entsteht eine faserknorpelige Zwischengelenkscheibe (Zwischenknorpel), welche sich als ein elastisches Polster zwischen die Skeletstücke hineinschiebt. Hier bildet sich je eine Gelenkspalte zwischen der Bandscheibe und den beiden Endflächen der Gelenkknorpel aus, oder mit anderen Worten, es entwickelt sich eine Gelenkhöhle, welche durch eine Zwischenscheibe in zwei Etagen getrennt ist.

Endlich kommt noch eine besondere Modification der Gelenke zu Stande, wenn sich die Knorpel theilweise berühren, theilweise durch Zwischengewebe getrennt bleiben. In diesem Falle erscheint an der Berührungsstelle eine einfache Gelenkspalte; seitwärts aber vergrössert sich dieselbe dadurch, dass sich die nicht congruenten Theile der Knorpelflächen von dem sie trennenden Zwischengewebe abspalten. So entsteht zwar eine einheitliche Gelenkhöhle, doch schieben sich in dieselbe von der Gelenkkapsel her die Umbildungsproducte des Zwischengewebes hinein und stellen die sogenannten halbmondförmigen Faserknorpel oder Menisci, wie am Kniegelenk, dar.

Wie schon früher bei der Entwicklung der Extremitätenknochen beschrieben wurde, erhält sich ein ausserordentlich geringer Rest der Knorpelanlage auch nach Abschluss des Verknöcherungsprocesses und bildet einen nur wenige Millimeter dicken Knorpelüberzug an den Gelenkflächen. Einen solchen besitzen die Gelenkenden aller Knochen, welche sich aus einer knorpeligen Anlage entwickeln.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn Knochen, die im Bindegewebe direct entstanden sind, wie die Belegknochen, in eine wirkliche Gelenkverbindung mit einander treten. Dies ist bei den Säugethieren mit dem Kiefergelenk der Fall. An diesem wird der Gelenkfortsatz des Unterkiefers, sowie die Gelenkgrube an der Schuppe des Schläfenbeins von einer dünnen, nicht verknöcherten Gewebsschicht überzogen. Sie sieht wie Knorpel aus und wird auch gewöhnlich als solcher beschrieben. Bei mikroskopischer Untersuchung aber zeigt sich, dass sie sich nur aus Lagen von Bindegewebsfasern zusammensetzt.

Wie es knorpelig und bindegewebig praeformirte Knochen gibt, so hat man auch zu unterscheiden zwischen Gelenken mit einem Ueberzug von hyalinem Knorpel und Gelenken mit einem Ueberzug von faseriger Bindesubstanz.

Zusammenfassung:

A. Die Wirbelsäule.

1) Die Wirbelsäule durchläuft während der Entwicklung mehrere niedere und höhere Formzustände, von denen die niederen in den unteren Wirbelthierclassen dauernd bestehen bleiben, während sie bei den höheren Wirbelthierclassen nur am Anfang der Entwicklung auftreten und dann verdrängt werden.

2) Man unterscheidet 3 verschiedene Entwicklungsstufen des Axenskelets:

1) als Chorda dorsalis (Rückensaite),
2) als knorpelige und
3) als knöcherne Wirbelsäule.

3) Die Chorda entwickelt sich aus einem unterhalb des Nervenrohrs gelegenen Zellenstreifen des inneren Keimblatts (Chordahypoblast, Chordaanlage) und trennt sich von ihm durch Abschnürung (Chordafalten).

4) Die Chorda bildet einen aus blasigen Zellen zusammengesetzten und von einer festen Scheide nach aussen abgegrenzten Stab, der zugespitzt unterhalb des Mittelhirnbläschens (in der Gegend des späteren Türkensattels der Schädelbasis) beginnt und bis zum Urmund (Primitivrinne) reicht.

5) Als bleibende Skeletanlage erhält sich die Chorda bei Amphioxus und den Cyclostomen.

6) Eine knorpelige Wirbelsäule findet sich bei den Selachiern und einigen Ganoiden, während sie bei den übrigen Wirbelthieren mehr oder minder als Vorläufer der knöchernen Wirbelsäule während der Entwicklung erscheint.

7) Die knorpelige Wirbelsäule entwickelt sich durch histologische Metamorphose aus embryonalem Bindegewebe, welches theils als skeletbildende (skeletogene) Chordascheide die Chorda einschliesst, theils auch um das Nervenrohr eine dünne zusammenhängende Hülle (häutige Wirbelbogen) herstellt.

8) Der Verknorpelungsprocess beginnt zu beiden Seiten der Chorda, setzt sich dann nach oben und unten um sie fort und bildet um sie einen Knorpelring, den Wirbelkörper, von welchem sich der Verknorpelungsprocess in der häutigen Hülle des Nervenrohrs dorsalwärts fortsetzt, die Wirbelbogen liefert und mit der Entstehung des Wirbeldorns seinen Abschluss findet.

9) Erst mit dem Eintritt von Verknorpelungsprocessen in der unsegmentirten, bindegewebigen, skeletbildenden Chordascheide erfährt das Axenskelet eine Gliederung in einzelne, hinter einander gelegene, gleichartige Wirbelabschnitte, indem Reste des Muttergewebes nicht verknorpeln und zwischen den Wirbelkörpern zu den Zwischenwirbelscheiben, zwischen den Bogen zu den Ligamenta intercruralia etc. werden.

10) Die Segmentirung der Wirbelsäule ist in Abhängigkeit von der Segmentirung der Musculatur entstanden in der Weise, dass Skelet- und Muskelsegmente mit einander alternieren und dass die neben dem

Axenskelet gelegenen Längsmuskelfasern sich mit ihrem vordern und hintern Ende an 2 Wirbel ansetzen und sie gegen einander zu bewegen im Stande sind.

11) Die von den knorpeligen Wirbelkörpern eingeschlossene Chorda wird mehr oder minder in ihrem Wachsthum gehemmt und bei den einzelnen Classen der Wirbelthiere in verschiedener Weise zurückgebildet; bei den Säugethieren verkümmert ihr im Wirbelkörper gelegener Abschnitt vollständig, während intervertebral sich ein Rest erhält und zum Gallertkern der Zwischenwirbelscheibe wird.

12) Die knorpelige Wirbelsäule wandelt sich bei den meisten Wirbelthierclassen in eine knöcherne um, dadurch dass von verschiedenen Stellen aus das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird. (Bildung von Knochenkernen.)

13) Jede knorpelige Wirbelanlage verknöchert bei den Säugethieren und beim Menschen von 3 Kernen aus, von einem Kern in dem Körper und je einem in den beiden Bogen, wozu später noch einige accessorische Knochenkerne hinzukommen.

14) Zu jedem Wirbelsegment gesellt sich ein Paar Rippen hinzu, welche durch einen Verknorpelungsprocess in den die Muskelsegmente trennenden Bindegewebsblättern (den Ligamenta intermuscularia) ihren Ursprung nehmen.

15) Beim Menschen bilden sich die verschiedenen Abschnitte der Wirbelsäule durch Metamorphose der Wirbel- und Rippenanlagen.

1) Die Brustwirbelsäule wird dadurch gekennzeichnet, dass die Rippen zu voller Ausbildung gelangen, zum Theil mit ihren ventralen Enden sich verbreitern und zu den beiden Sternalleisten vereinigen, aus deren Verschmelzung das unpaare Brustbein hervorgeht. (Fissura sterni.)

2) An der Hals- und Lendenwirbelsäule bleiben die Rippenanlagen klein und verschmelzen mit Auswüchsen der Wirbel, mit den Querfortsätzen, zu den Seitenfortsätzen. Hierbei erhält sich am Hals zwischen dem Querfortsatz und dem Rippenrudiment das Foramen transversarium für die Vertebralarterie.

3) Atlas und Epistropheus nehmen eine besondere Gestalt dadurch an, dass sich der Körper des Atlas von seiner Bogenanlage getrennt erhält, dagegen sich mit dem Körper des Epistropheus vereinigt und den Zahnfortsatz desselben darstellt. (Besonderer Knochenkern im Zahnfortsatz.)

4) Das Kreuzbein geht aus der Verschmelzung von 5 Wirbeln und der zu ihnen gehörigen Sacralrippen hervor. Letztere erzeugen durch ihre Verschmelzung die sogenannten Massae laterales, welche die Gelenkflächen für die Darmbeine tragen.

B. Das Kopfskelet.

16) Der Schädel durchläuft wie die Wirbelsäule 3 Formzustände, die als häutiges und als knorpeliges Primordialcranium und als knöcherne Schädelkapsel unterschieden werden.

17) Das häutige Primordialcranium besteht

1) aus dem vordersten Ende der Chorda, welche bis zum vorderen Rand des Mittelhirnbläschens reicht, und

2) aus einer Bindegewebsschicht, welche sowohl als skeletogene Schicht die Chorda umgibt als auch nach oben eine häutige Umhüllung um die 5 Hirnblasen liefert.

18) Durch gewebliche Metamorphose des häutigen Primordialcranium nimmt das knorpelige seinen Ursprung.

1) Zu beiden Seiten der Chorda legen sich zuerst 2 Knorpelbalken an, die beiden Parachordalia, welche alsbald von oben und unten die Chorda umwachsen und sich zu einer Knorpelplatte verbinden.
2) Nach vorn von den Parachordalia treten die Rathke'schen Schädelbalken auf, vereinigen sich bald an ihren hinteren Enden mit den Parachordalknorpeln, verbreitern sich mit ihren vorderen Enden und erzeugen durch Verschmelzung die Ethmoidalplatte; in ihrer Mitte bleiben sie längere Zeit getrennt und umfassen die Hypophysis (Gegend der Sattelgrube).
3) Von der so entstandenen knorpeligen Schädelbasis aus greift der Verknorpelungsprocess wie bei der Entwicklung der Wirbelsäule, zuerst auf die Seitenwand, zuletzt auf die Decke des häutigen Primordialcranium über und nimmt hierbei zum Theil die höheren Sinnesorgane in sich auf.

19) Bei den Selachiern stellt das knorpelige Primordialcranium eine bleibende Bildung dar und zeigt ziemlich dicke, gleichmässig entwickelte Wandungen; bei den Säugethieren und beim Menschen dagegen ist es nur von kurzem Bestand als Grundlage für die an seine Stelle tretende knöcherne Schädelkapsel; es ist daher auch weniger vollkommen als bei den Selachiern entwickelt, indem nur Basis und Seitentheile überall knorpelig sind, während die Decke grössere durch häutige Membranen verschlossene Lücken aufweist.

20) Am knorpeligen Primordialcranium unterscheidet man nach seinem Verhalten zur Chorda dorsalis einen vertebralen (chordalen) und einen evertebralen (praechordalen) Hauptabschnitt oder man theilt es nach seinen Beziehungen zu den Sinnesorganen in 4 Regionen ein (Ethmoidalregion, Orbitalregion, Labyrinthregion, Occipitalregion).

21) Wie sich die Rippen als untere Bogenbildungen zu der Wirbelsäule hinzugesellen, so verbindet sich das Visceralskelet am Kopf mit dem Primordialcranium.

22) Das Visceralskelet setzt sich aus gegliederten Knorpelspangen zusammen, die durch Verknorpelungsprocesse im häutigen Gewebe der häutigen Schlundbogen zwischen den einzelnen Schlund- oder Kiemenspalten entstehen.

23) Die knorpeligen Schlund- oder Visceralbogen sind nur bei niederen Wirbelthieren (dauernd bei den Selachiern) wohl entwickelt und werden nach Verschiedenheiten ihrer Lage und Gestalt als Kieferbogen, Zungenbeinbogen und Kiemenbogen, deren Zahl schwankt, unterschieden.

24) Der Kieferbogen zerfällt in den knorpeligen Oberkiefer (Palatoquadratum) und den knorpeligen Unterkiefer (Mandibulare); der Zungenbeinbogen in das Hyomandibulare, das Hyoid und die unpaare Copula

25. Bei den Säugethieren und beim Menschen gelangt ein knorpeliges Visceralskelet nur in sehr verkümmertem Zustand zur Entwicklung und wandelt sich hier zu den knorpeligen Anlagen der drei Gehörknöchelchen und des Zungenbeins um.

26) Im häutigen Kieferbogen entsteht
a. der Ambos, welcher dem Palatoquadratum niederer Wirbelthiere entspricht.
b. der Hammer, der Repräsentant des Gelenktheils des knorpeligen Mandibulare.
c. der MECKEL'sche Knorpel, der dem übrigen Abschnitt des Mandibulare entspricht, sich aber später vollständig zurückbildet.

27) Der häutige Zungenbeinbogen liefert in seinem obersten Theil
a. den Ring des Steigbügels, während sich die Platte desselben von der Schädelkapsel selbst ableitet und aus dem ovalen Fenster gleichsam herausgeschnitten ist.
b. den Griffelfortsatz.
c. das Ligamentum stylohyoideum.
d. das kleine Horn und den Zungenbeinkörper.

28) Der dritte häutige Schlundbogen verknorpelt nur in seinem untersten Abschnitt zum grossen Horn des Zungenbeins.

29) Das Primordialcranium lässt auf keinem Stadium seiner Entwicklung eine Zusammensetzung aus einzelnen Segmenten wie die Wirbelsäule erkennen.

30) Die ursprüngliche Segmentirung des Kopfes spricht sich allein aus in dem Auftreten mehrerer Ursegmente (Muskelabschnitte), in der Anordnung der Hirnnerven und in der Anlage des Visceralskelets.

31) Das Primordialcranium ist also eine unsegmentirte Skeletanlage in einem anderweitig segmentirten Körperabschnitt.

32) Die Verknöcherung des Kopfskelets ist ein viel complicirterer Process, als die Verknöcherung der Wirbelsäule.

33) Während sich an der Wirbelsäule nur Knochen einer Art durch Substitution des Knorpelgewebes entwickeln, haben wir bei der Verknöcherung des Kopfskelets ihrer Entstehung und Herkunft nach zwei verschiedene Arten von Knochen, primäre und secundäre, zu unterscheiden.

34) Die primären Kopfknochen entstehen im knorpeligen Primordialcranium und Visceralskelet, wie die einzelnen Knochenkerne in der knorpeligen Wirbelsäule.

35) Die secundären Knochen, Beleg- oder Deck-Knochen, entstehen ausserhalb des primordialen Kopfskelets in der bindegewebigen Grundlage der Haut- und Schleimhaut; sie sind daher Haut- und Schleimhautverknöcherungen und machen bei niederen Wirbelthieren einen Bestandtheil eines über die ganze Oberfläche des Körpers verbreiteten Hautskelets aus.

36) Die Belegknochen nehmen in einzelnen Fällen eine Entwicklung, die man als die ursprüngliche auffassen kann, durch Verschmelzung der knöchernen Basis zahlreicher in der Haut und Schleimhaut entstehender Zähnchen.

37) Primäre und secundäre Knochen erhalten sich auf späteren Stadien theils getrennt, theils verschmelzen sie unter einander zu Knochencomplexen, wie das Schläfenbein und Keilbein.

38) Nach Ablauf des Verknöcherungsprocesses erhalten sich vom Primordialcranium nur unbedeutende Reste als knorpelige Nasenscheidewand und als Nasenknorpel.

C. Das Extremitätenskelet.

39) Das Skelet der Gliedmaassen legt sich mit Ausnahme des Schlüsselbeins, dessen Entwicklung manche Eigenthümlichkeiten zeigt, in knorpeligem Zustand an. (Knorpeliger Schultergürtel, knorpeliger Beckengürtel, Knorpel von Arm und Bein).

40) Die Verknöcherung erfolgt in derselben Weise wie an der Wirbelsäule und am Primordialcranium von Knochenkernen aus unter Zerstörung und Ersatz des Knorpelgewebes durch Knochengewebe.

41) Die kleinen Knorpel der Fuss- und Handwurzel verknöchern zum grösseren Theil von einem Knochenkern aus, die grösseren platten Knorpel des Schulter- und Beckengürtels von mehreren Centren aus.

42) Die knorpeligen Anlagen der Röhrenknochen verknöchern zuerst in ihrer Mitte, welche als Diaphyse bezeichnet wird, während ihre beiden Enden oder die Epiphysen lange Zeit knorpelig bleiben und das Längenwachsthum des Skeletstücks vermitteln.

43) Die knorpeligen Epiphysen beginnen beim Menschen theils im letzten Monat vor der Geburt, theils erst nach derselben von eigenen Centren aus (Epiphysenkernen) zu verknöchern.

44) Die Verschmelzung der knöchernen Diaphyse und der knöchernen Epiphysen erfolgt erst mit Beendigung des Längenwachsthums des Skelets und des Körpers unter Verdrängung des trennenden Knorpelgewebes.

45) Vor beendetem Wachsthum lassen sich die Röhrenknochen in ein grösseres Mittelstück (Diaphyse) und in zwei kleine, knöcherne Epiphysenscheiben zerlegen

46) Von der Knorpelanlage eines Röhrenknochens erhält sich nur ein geringer Rest als knorpeliger Ueberzug der Gelenkenden (Gelenkknorpel).

47) Die Markhöhle der Röhrenknochen entwickelt sich durch theilweise Resorption der durch Verdrängung des Knorpels zuerst gebildeten, spongiösen Knochensubstanz.

48) Während die Gelenkenden der knorpelig angelegten Knochen von hyalinem Knorpel überzogen sind, zeigen die Gelenkflächen der Knochen bindegewebigen Ursprungs (Belegknochen) einen Ueberzug faseriger Bindesubstanz (Kiefergelenk).

49) Die Form der Gelenkflächen wird beim Embryo schon zu einer Zeit angelegt, wo an eine Einwirkung von Seiten der Musculatur nicht gedacht werden kann.

Literatur.

Entwicklungsgeschichte des Zwerchfells und des Herzbeutels.

M. Cadiat. *Du développement de la partie céphalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragma, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Vol. XIV.* 1878.

Faber. *Ueber den angeborenen Mangel des Herzbeutels in anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher u. klinischer Beziehung. Virchow's Archiv. Bd.* 74.

W. His. *Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere u. des Menschen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1881.

Ravn. *Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethier-Embryonen. Biologisches Centralblatt. Bd. VII.* 1887.

N. Uskow. *Ueber die Entwicklung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd.* 22. 1883.

Waldeyer. *Ueber die Beziehungen der Hernia diaphragmatica congenita zur Entwicklungsweise des Zwerchfells. Deutsche medic. Wochenschrift. Nr.* 14. 1884.

Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Gefässe.

A. C. Bernays. *Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. II.* 1876.

A. Brenner. *Ueber das Verhältniss des N. laryngeus inf. vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen und zu dem Aortensystem der durch Lungen athmenden Wirbelthiere überhaupt. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth.* 1883.

Gasser. *Ueber die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIV.* 1877.

C. Hasse. *Die Ursachen des rechtzeitigen Eintritts der Geburtsthätigkeit beim Menschen. Zeitschrift f. Geburtshilfe u. Gynäkologie. Bd. VI.*

F. Hochstetter. *Ueber die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugethieren. Anat. Anzeiger. II. Jahrg. Nr.* 16.

Lindes. *Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Herzens. Inauguraldissert. Dorpat.* 1865.

J. Marshall. *On the development of the great anterior veins in man and mammalia. Philosoph. Transact.* 1850.

Oellacher. *Ueber die erste Entwickelung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo cinereus. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. VII.*

Peremeschko. *Ueber die Entwicklung der Milz. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Abth. Vol. LVI.* 1867.

Türstig. *Mittheilung über die Entwicklung der primitiven Aorten nach Untersuchungen an Hühnerembryonen. Dissertation Dorpat.* 1886.

Carl Rabl. *Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphologisches Jahrbuch. Band XII.*

H. Rathke. *Ueber die Bildung der Pfortader und der Lebervenen bei Säugethieren. Meckel's Archiv.* 1830.

H. Rathke. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Bericht über das naturhist. Seminar der Universität Königsberg.* 1838.

Derselbe. *Ueber die Entwicklung der Arterien, welche bei den Säugethieren von dem Bogen der Aorta ausgehen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Jahrg.* 1843.

Sabatier. *Observations sur les transformations du système aortique dans la série des Vertébrés. Annales d. sc. nat. Sér.* 5. *T. XIX.* 1874.

Sertoli. *Ueber die Entwicklung der Lymphdrüsen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Vol. LIV. Abth. II.* 1866.

F. J. Schmidt. *Bidrag til Kundskaben om Hjertets Udviklingshistorie. Nordiskt medicinskt Arkiv. Bd. II.* 1870.

E. Wertheimer. *Recherches sur la veine ombilicale. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Année XXII. Nr.* 1.

Entwicklungsgeschichte des Skelets.

Fr. Ahlborn. *Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. XL.*

P. Albrecht. *Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouie etc. Bruxelles* 1883.

Balfour. *On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii considered in relation to its bearings on the nature of the limbs of the vertebrata. Proceed of the Zool. Soc. of London.* 1881.

K. Bardeleben. *Das Os intermedium tarsi der Säugethiere. Zool. Anzeiger. Jahrgang VI.* 1883.

Derselbe. Ueber neue Bestandtheile der Hand- und Fusswurzel der Säugethiere etc. Jenaische Zeitschrift. Bd. XIX. Suppl.-Heft III.

Baumüller. *Ueber die letzten Veränderungen des Meckel'schen Knorpels. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXXII.* 1879.

A. Bernays. *Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenks des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. IV. Leipzig.* 1878.

Brock. *Ueber die Entwicklung des Unterkiefers der Säugethiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXVII.*

Decker. *Ueber den Primordialschädel einiger Säugethiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd.* 38. 1883.

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers:*
IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier.
V. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri.
VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier.
Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. V.

Dugès. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs differents âges.*

E. Dursy. *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere.* 1869.

F. Frenkel. *Beitrag zur anatomischen Kenntniss des Kreuzbeines der Säugethiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII.* 1873.

Fraser. *On the development of the ossicula auditus in the higher mammalia. Proceed. of the royal soc. of London. Vol.* 33.

August Froriep. *Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion:*
I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1883.
II. Beobachtung an Säugethierembryonen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1886.

Derselbe. Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1882.

Gegenbaur. *Ueber die Entwicklung der Clavicula. Jenaische Zeitschrift. Bd. I.*

Derselbe. Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.

Derselbe.
1) *Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.*
2) *Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Leipzig.* 1872.
3) *Ueber das Archipterygium. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII.*
4) *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelets. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIII.* 1887.

A. Götte. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere (Brustbein und Schultergürtel). Archiv f. mikroskop. Anatomie. Vol. XIV.* 1877.

G. Gradenigo. *Die embryonale Anlage des Mittelohres, die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mittheilungen aus dem embryologischen Institute der Universität Wien.* 1887.

A. Hannover. *Primordialbrusken og dens Forbening i det menneskelige Kranium för fodselen. Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. Kopenhagen.* 1880.

Derselbe. Primordialbrusken og dens Forbening i Truncus og Extremiteter hos Mennesket för Födselen. (Table des matières et Extrait en français.) Kjöbenhavn 1887.

C. Hasse. *Die Entwicklung des Atlas und Epistropheus des Menschen und der Säugethiere. Anatomische Studien. Bd. I.*

Henke und Reyher. *Studien über die Entwickelung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien. Bd.* 70. 1875.

Oscar Hertwig. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Eine vergleichend anatomische, entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI. Supplementheft.* 1874.

C. K. Hoffmann. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Niederländisches Archiv f. Zool. Vol. V.* 1879.

Huxley. *Lectures on the elements of comparative anatomy.*

Jacobson. *Archiv f. Anatomie u. Physiologie.* 1844. *Referat im Jahresbericht von Hannover.*

Charles Julin. *Recherches sur l'ossification du maxillaire inférieur chez le foetus de la balaenoptera. Archives de biologie. Vol. I.* 1880.

Theodor Kölliker. *Ueber das Os intermaxillare des Menschen und die Anatomie der Hasenscharte und des Wolfsrachens. Nova acta Acad. Leop.-Carol. Bd. XLIII.* 1882.

A. Kölliker. *Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der Königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. Leipzig.* 1849.

H. Leboucq. *Recherches sur le mode de disparition de la corde dorsale chez les vertébrés supérieurs. Archives de Biologie. Vol. I.* 1880.

Magitot *et* **Robin.** *Mémoire sur un organe transitoire de la vie foetale désignè sous le nom de cartilage de Meckel. Annales des sciences nat. T. XVIII.* 1862.

Masquelin. *Recherches sur le développement du maxillaire inférieur de l'homme. Bulletin de l'Acad. royale de Belgique.* 1878. 2e *série. T. XLV.*

Oken. *Ueber die Bedeutung der Schädelknochen. Jena.* 1807.

W. K. Parker *u.* **Bettany.** *Die Morphologie des Schädels. Deutsche Ausgabe von Vetter.* 1879.

Karl Rabl. *Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anatomischer Anzeiger. II. Jahrgang.* 1887.

C. Reichert. *Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugethieren. Archiv f. Anatomie u. Physiologie.* 1837.

E. Rosenberg. *Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsänle einiger Selachier. Dorpat.* 1884.

Derselbe. Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morphologisches Jahrbuch. 1875. *Bd. I.*

Ruge. *Untersuchungen über Entwickelungsvorgänge am Brustbein und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. VI.* 1880.

W. Salensky. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. VI.*

Schwegel. *Die Entwicklungsgeschichte der Knochen des Stammes und der Extremitäten mit Rücksicht auf Chirurgie, Geburtskunde und gerichtliche Medicin. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie d. Wissenschaften zu Wien. Mathem.-naturw. Klasse.* 1858.

H. Spöndli. *Ueber den Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Inaugural-Dissertation. Zürich.* 1846.

Stöhr. *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets der Teleostier. Festschrift der medic. Facultät Würzburg. Leipzig.* 1882.

Derselbe. Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXXIII. 1879.

Derselbe. Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXXVI. 1881.

Derselbe. Ueber Wirbeltheorie des Schädels. Sitzungsberichte d. physic.-med. Gesellschaft zu Würzburg. 1881.

Ausser den die Entwicklung einzelner Organsysteme behandelnden Schriften sind noch folgende grössere monographische Werke anzuführen:

Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés.* 1847—1859.
Erdl. *Die Entwicklung des Menschen und des Hühnchens im Eie. Leipzig.* 1845.
Ecker. *Icones physiologicae. Leipzig.* 1851—1859.
His. *Anatomie menschlicher Embryonen.*
Heft I. Embryonen des ersten Monats. Leipzig. 1880.
Heft II. Gestalt und Grössenentwicklung bis zum Schlusse des zweiten Monats. Leipzig. 1882.
Heft III. Zur Geschichte der Organe. Leipzig. 1885.

Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.

Balfour. *A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London.* 1878.
C. E. v. Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg.* 1828 *u.* 1837.
Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kaninchens. Braunschweig.* 1842.
Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Hundeeies. 1845.
Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. 1852.
Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Rehes. 1854.
Goette. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig.* 1875.
B. Hatschek. *Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zool. Inst. der Universität Wien.* 1882.
Hensen. *Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte von His u. Braun. Bd. I.* 1876.
W. His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig.* 1868.
Rathke. *Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg.* 1839.
Remak. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin.* 1855.
Selenka. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Wiesbaden.* 1886 *etc.*
M. Schultze. *Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri.* 1856.

Register.

W

Z

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 382

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 382





